

RANTZIEN, 1951), sous le nom de *Tristicha trifaria* Tulasne. Dans CUSSET & CUSSET (1988a) nous avons donné une carte des Tristichacées (répartition des populations étudiées) à laquelle nous n'apportons ici que de faibles retouches dues à la connaissance de quelques stations nouvelles. Par contre nous distinguons les différents taxons reconnus, ce qui n'avait pas lieu d'être dans le travail précédent.

#### A. RÉPARTITION GÉNÉRALE

L'examen de cette distribution géographique (Fig. 1) montre immédiatement quelques faits intéressants :

— Les genres *Dalzellia*, *Indotristicha* et *Malaccotristicha* sont endémiques du Sud-Est de l'Asie (carton B) où ils présentent une aire discontinue.

— Les genres *Indotristicha* et *Malaccotristicha* ont une aire réduite (respectivement Ghats occidentaux et Sri Lanka, et Péninsule de Malacca). Au contraire le genre *Dalzellia* s'étend du Sri Lanka au Maharashtra, se rencontre aux confins entre Thaïlande, Kampuchea et Laos et existe aussi en Chine sur le Horst de Fuxian.

— *Weddellina squamulosa* (et donc les Weddellinoïdées) est une espèce endémique du vieux bouclier guyanais.

— Le genre *Tristicha* est pan-tropical. Contrairement à ce qu'indique GOOD (1964), il ne s'étend pas seulement en Amérique et en Afrique tropicales, mais aussi à Madagascar, aux Mascareignes et à la Terre d'Arnhem (Australie) où il n'est connu que depuis 1970, mais dans des stations telles qu'il n'y a aucun lieu de douter de son indigénat. On remarquera d'ailleurs qu'il s'agit en Australie d'une espèce nettement distincte des autres populations qui appartiennent toutes à *Tristicha trifaria*.

Il y a donc un contraste important entre un genre, *Tristicha*, de grande extension, tropicale et sub-tropicale, et les 4 autres, étroitement localisés.

Si l'on compare cette distribution avec les territoires floristiques tels qu'on les admet généralement, par exemple avec ceux définis par MATTIK (1964) très voisins pour les régions chaudes de ceux proposés par GOOD (1964), on constate que les Tristichacées existent indubitablement dans les territoires suivants :

Senegambisch-sudanisches Florengebiet

Nordost afrikanische Hochländer

West Afrika

Ostafrika-Angola

Südafrika ausser Kapland

Madagaskar

Indisches Florengebiet

Südostasiatisches Florengebiet

Malayisches Florengebiet

Karibisches Florengebiet

Venezuela-Guayana

Amazonien

Ost- und Südbrasilien

Pampa Florengebiet

Kapländisches Florengebiet

Nord- und ostaustralisches Florengebiet,

c'est-à-dire dans 16 régions floristiques sur 43 et dans 3 (sur 5) empires floraux (Fig. 2).

Cette relative indépendance vis-à-vis des territoires floraux, définis d'après les végétaux de terre ferme, est certainement à mettre en parallèle avec le caractère exclusivement aquatique des *Podostemopsida* actuels. C'est un groupe que l'on peut, un peu rapidement, considérer comme azonal. En réalité on doit noter que les Tristichacées sont totalement absentes des Empires floraux holarctique et antarctique et du sous-empire polynésien. De même, il ne semble pas y en avoir dans le Papuasisches Florengebiet, dans les Iles Ascension et Sainte Hélène ou dans l'île Juan Fernandez et dans les Galapagos.

GOOD (1964) a fort justement souligné que les plantes aquatiques ne sont généralement que peu limitées en latitude. Dans les genres pantropicaux : « the aquatics are very few, presumably because such plants are less controlled by temperature factors », et, à part *Pistia stratiotes* qui atteint le Texas et l'Égypte, il ne peut donner comme exemple qu'*Eichhornia crassipes* dont on connaît l'extension récente, en grande part anthropique. « It is worthy to

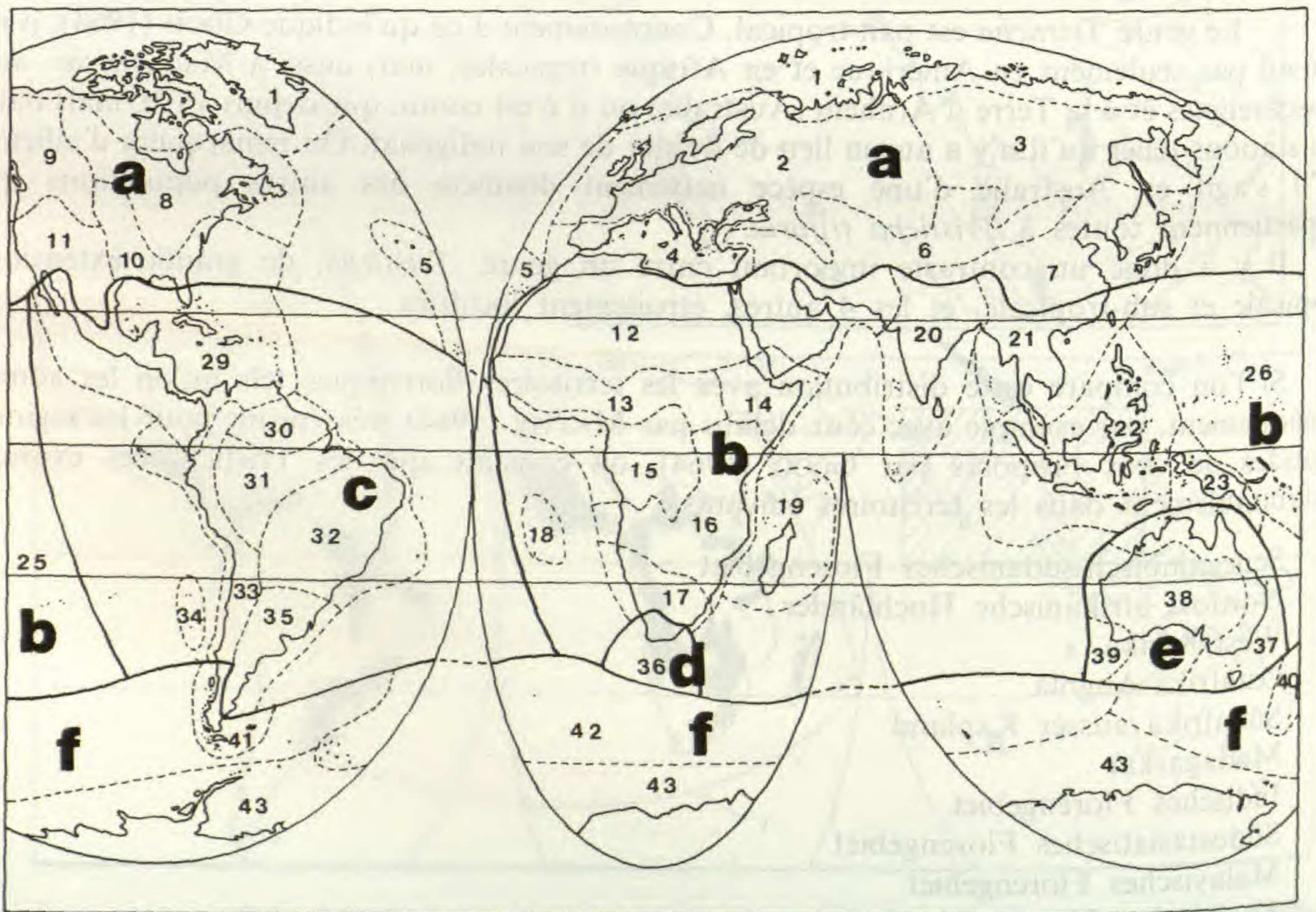


Fig. 2. — Territoires floristiques d'après MATTICK (1964). Les traits épais continus délimitent les 6 Empires floraux, les tiretés, les Régions florales, et les numéros correspondent à la terminologie de MATTICK.

note that there do not appear to be any submerged hydrophyte of pan-tropical rather than cosmopolitan distribution » (SCULTHORPE, 1967).

L'aire des Tristichacées s'étend, avec des lacunes, du Tropique du Cancer au 35° degré de latitude Sud, c'est-à-dire qu'elle occupe la zone théoriquement intertropicale, avec deux extensions au Sud, en Amérique et en Afrique. Cette définition « mathématico-solaire » (SCHNELL, 1970) recouvre un critère rigide passablement inadapté dans l'étude du peuplement végétal. VON WISSMANN (1948) adopte comme définition du monde tropical l'absence de gelée. Nous avons reproduit (Fig. 3) ses données, en les modifiant d'après des auteurs plus récents, notamment RAMDAS (1974) pour le sous-continent indien. La limite nord de l'aire des Tristichacées correspond tout à fait à l'« absolute Frostgrenze » de VON WISSMANN. Par contre il existe des *Tristicha trifaria* en Uruguay (Rios Uruguay et Negro), en Argentine (Rio Parama et Sierra de Misiones) et, en abondance, dans la Serra do Mar du Sud brésilien, zones où il existe « au moins un jour de gel par an » (définition de VON WISSMANN), en tous points. Il y en a, de façon comparable, à la frontière entre Angola et Namibie, dans le Rio Cunene, dans la mesure où les ennoyages artificiels prévus n'ont pas encore supprimé les chutes et les rapides ainsi que cela s'est produit pour la seule station égyptienne (Assouan). On remarquera aussi que *Tristicha trifaria* atteint 1 950 mètres d'altitude près du lac T'ana Hàyk' (lac Tana) en Ethiopie.

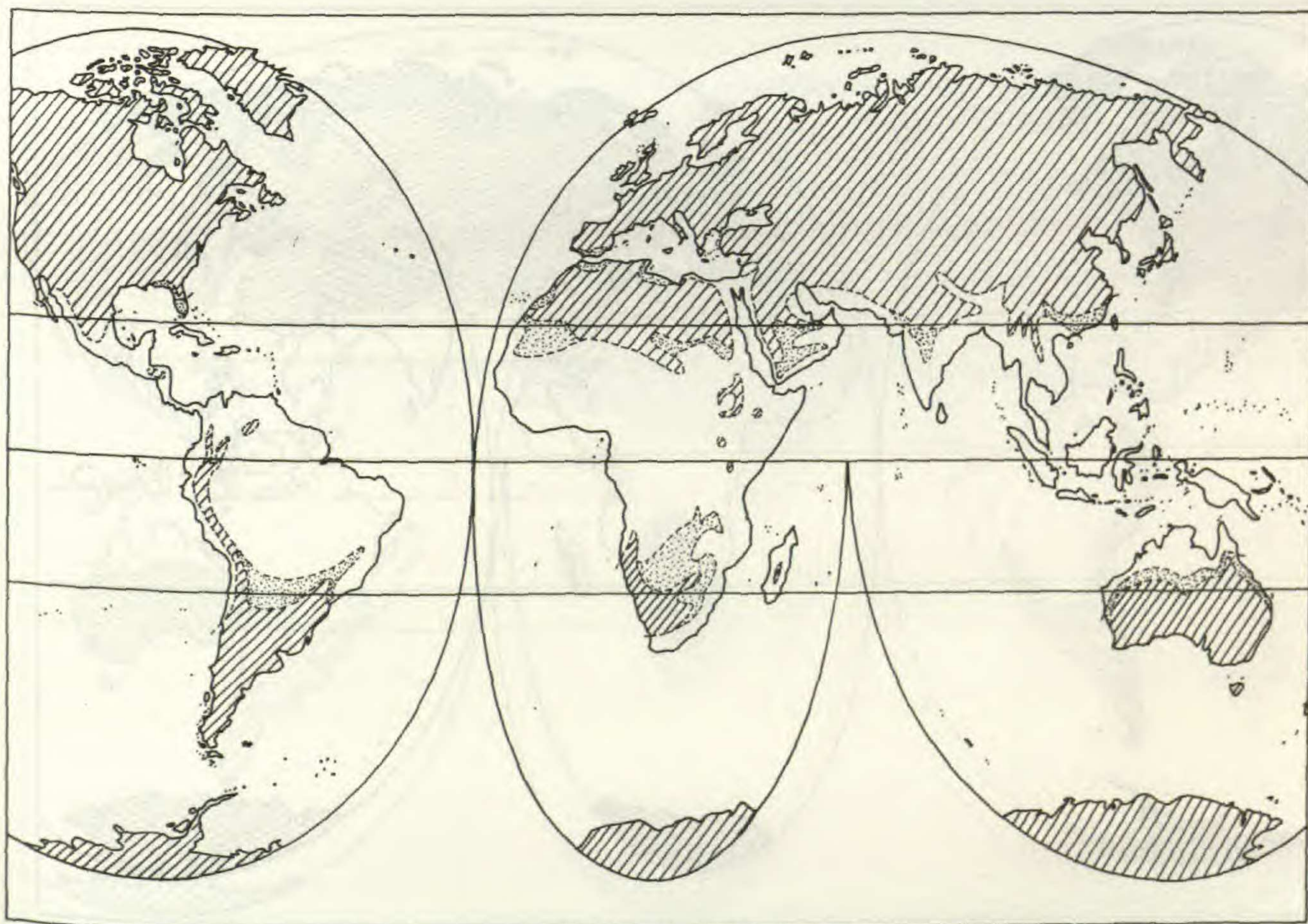


Fig. 3. — Limites de gel selon VON WISSMANN (1948) modifié notamment d'après RAMDAS (1974). En hachures, zones où il existe en tous points au moins un jour de gel par an; en pointillés, zones où ce jour de gel n'existe qu'en certains points.

Les Tristichacées échappent à l'effet du gel, dans ces zones marginales de leur aire, probablement grâce à leur habitat aquatique. La plus grande partie de chaque population, en hiver (climatique), est submergée et en repos végétatif, dans une strate où les variations de température sont lentes et peu marquées. Ces deux caractéristiques sont favorables à leur survie; seuls les individus périphériques de chaque population (CUSSET & CUSSET, 1988a) sont affectés par le gel et probablement disparaissent. Ils seront remplacés, quand la température redevient favorable, par les pousses issues des bras protocormiaux (CUSSET & CUSSET, 1988b) qui s'étendent vigoureusement en toutes directions. Le gel, tel que compris par VON WISSMANN, apparaît ainsi plus comme un facteur limitant la taille de chaque population, au sud de l'aire générale, et éventuellement l'installation d'une nouvelle population sur les côtés des cours d'eau, que comme le facteur limitant l'aire des Tristichacées.

Il en est de même de la température moyenne mensuelle vraie (et non des isothermes toujours rapportés au niveau de la mer). Si l'on considère le mois le plus froid (hiver climatique) on voit que les territoires où cette température est toujours supérieure à 15°C (Fig. 4) coïncident bien avec l'aire générale des Tristichacées. Là encore il faut faire exception pour les populations de *Tristicha trifaria* du Sud de l'Amérique du Sud (Uruguay notamment) et aussi pour celles du Shaba (au Zaïre).

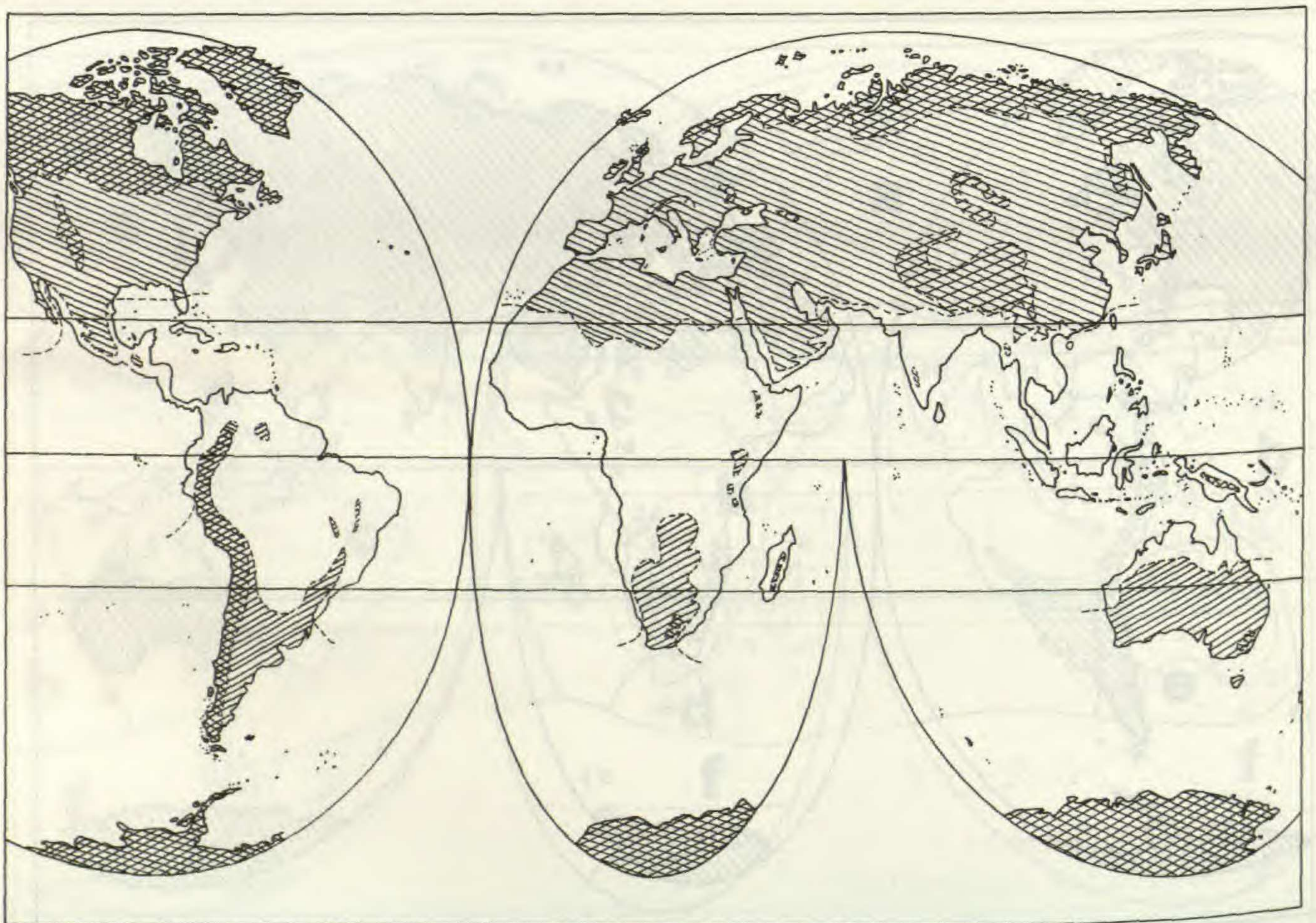


Fig. 4. — Température moyenne mensuelle vraie. En hachures ascendantes de gauche à droite, températures de juillet (hiver austral) inférieures à 15°C; en hachures descendantes de droite à gauche, températures de janvier (hiver boréal) inférieures à 15°C.

Le facteur thermique n'explique donc qu'assez imparfaitement la répartition des Tristichacées. En effet, dans ce qui précède nous avons indiqué quelles sont les anomalies « positives », les zones où existent des Tristichacées alors qu'on aurait pu croire ne pas les y rencontrer, mais il existe aussi des anomalies « négatives », plages où sont absentes ces plantes. C'est ainsi qu'il n'a jamais été rencontré de Tristichacées en Insulinde, territoire qui d'après les critères précédents y serait favorable. VAN STEENIS (1981) qui a étudié tout spécialement les rhéophytes de cette dition note que, contrairement aux autres rhéophytes, les *Podostemopsida* y sont très rares. La seule explication qu'il puisse proposer est : « *Podostemaceae* occur in a two-seasonal climate as they need to have a high-water season for their vegetative growth and a low-water season for their sexual reproduction... the everwet climate of the tropical rain forest must be an obstacle for their scarcity in the big rain-forest belt in West Malaysia and eastwards of it ». Cette explication ne peut être réellement prise en compte quand on examine la répartition mondiale des Tristichacées (et des Podostémacées) qui se rencontrent fréquemment en forêt dense humide (comparer la Figure 1 avec la figure 2 de RICHARDS, 1952). Si l'on prend en compte la classification des climats de KÖPPEN, telle que modifiée par TREWARTHA, on constate que les climats « constantly moist : rainfall of the driest month is at least 60 mm » incluent le Massif des Guyanes, le Cameroun et le Gabon, et la Péninsule de Malacca, zones où existent en abondance des *Podostemopsida*, comme l'Insulinde d'où elles sont absentes.

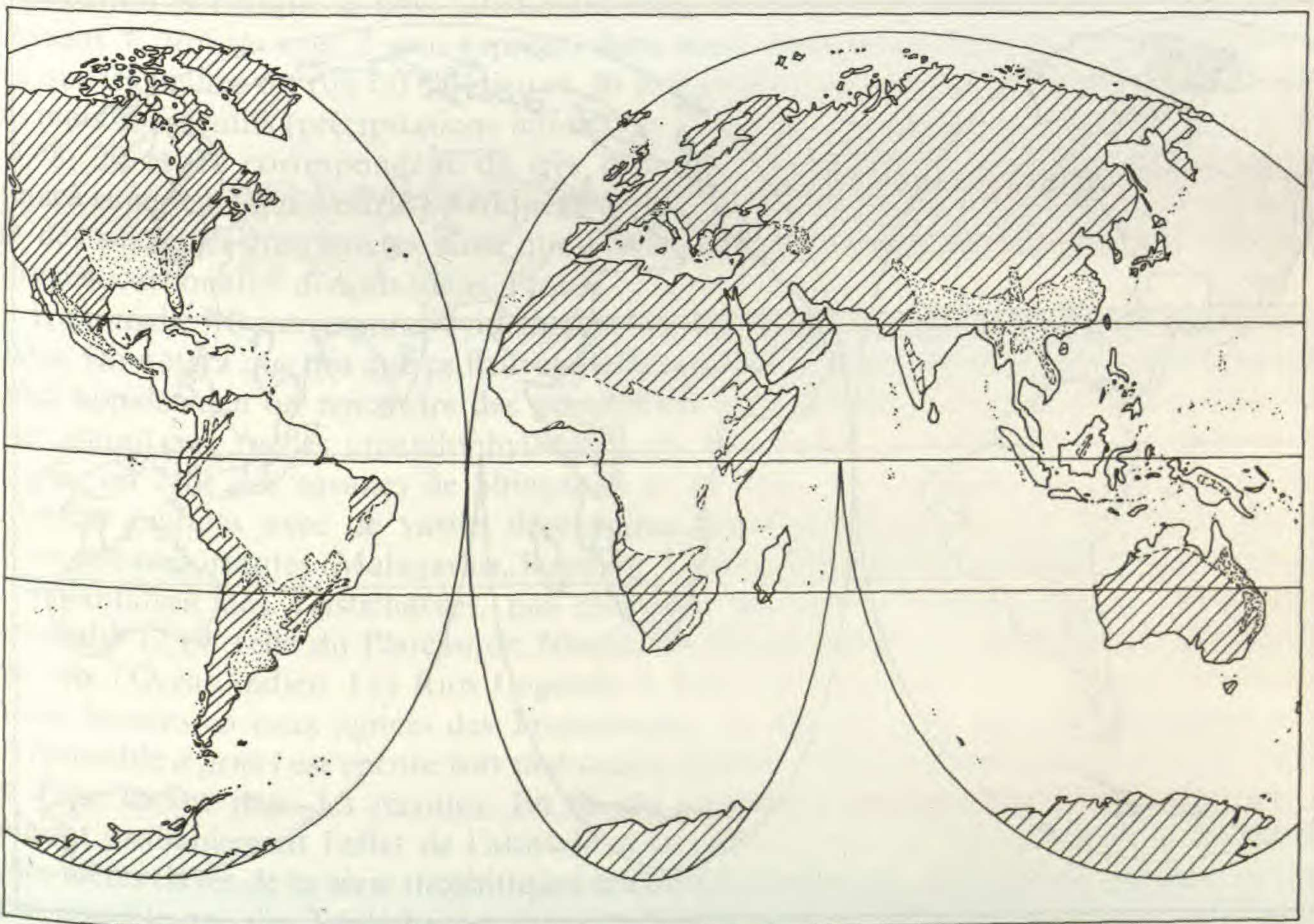


Fig. 5. — Climatologie selon le système de KÖPPEN modifié par TREWARTHA. Les zones en blanc correspondent aux climats tropicaux humides Af et Aw et les zones en pointillés aux climats sub-tropicaux humides Ca et Caf.

Il faut remarquer que dans cette classification, la plus satisfaisante actuelle, l'aire des Tristichacées, à l'exception des anomalies négatives, coïncide très correctement avec les climats tropicaux humides cotés Af et Aw et sub-tropicaux humides cotés Ca et Caf (Fig. 5). La partie Sud de l'aire sud-américaine, inexplicée par le seul facteur thermique, trouve sa justification quand on examine de façon synthétique plusieurs composantes du climat. Par contre les Tristichacées du Rio Cunene et la station d'Assouan, disparue pour d'autres raisons, se trouvent dans un climat « Bw », c'est-à-dire « desert or arid climate ». Il va de soi qu'échappent, très localement, à cette définition les puissants cours d'eau que sont le Nil et le Rio Cunene.

Nous sommes donc amenés à nous intéresser plus particulièrement aux caractéristiques hydrographiques, ce qui est bien normal dans l'étude de rhéophytes. Le caractère le plus synthétique est le « run off » défini par MARKOVA (1974) comme la différence en  $\text{mm}/\text{an}^{-1}$ , rapportée au bassin versant total, entre précipitations d'une part et d'autre part évapotranspiration et infiltration profonde dans le sol : c'est la quantité d'eau disponible pour le débit des cours d'eau. Si l'on porte (Fig. 6) les zones où ce run off est supérieur à 50, et qu'on fasse la comparaison avec la distribution des Tristichacées (Fig. 1) on note une très bonne conformité de ces aires géographiques. Les exceptions positives sont celles de la boucle du Niger, du bas Rio Cunene, du Zambèze et de son affluent le Kafuè, et du Nil (Fig. 7). Il est évident que la

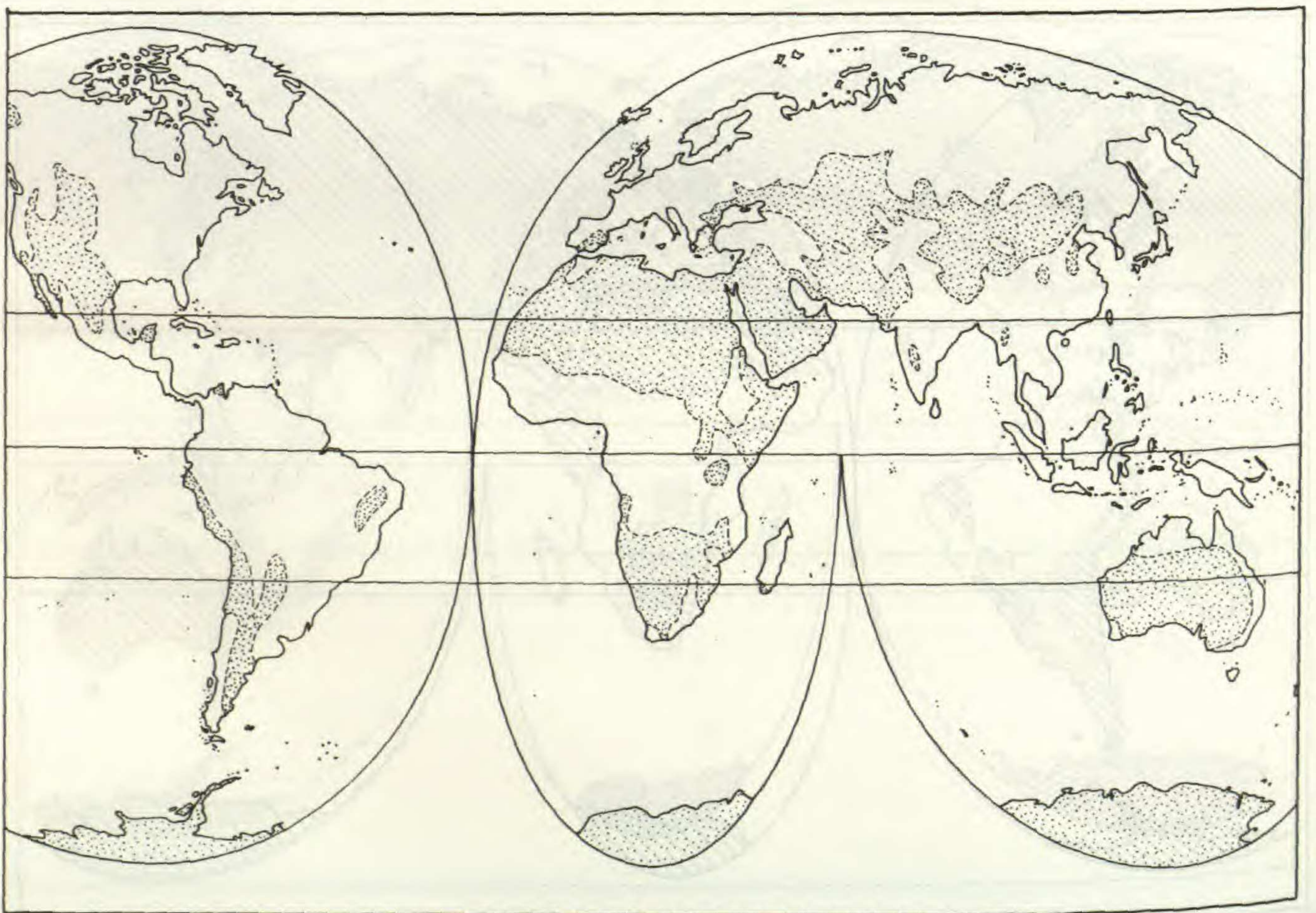


Fig. 6. — Run off en  $\text{mm}/\text{an}^{-1}$  rapporté au bassin versant total, selon MARKOVA (1974). Les pointillés indiquent les régions où ce run off est inférieur à 50.

définition de MARKOVA, tout à fait convenable pour l'estimation de ressources en eau, doit être pondérée par la densité des fleuves et des rivières dans chaque bassin versant pour avoir le débit réel de chacun d'entre eux. Les figures 58, 59 et 60 de RYBKINA (1976) qui indiquent « variations in water volume along the course » pour le Nil, le Niger et le Zambèze expliquent fort bien ces apparentes anomalies positives. Il en est probablement de même pour le Rio Cunene qui prend sa source sur le Plateau de Bié, très au Nord de la limite du run off inférieur à 50.

A l'intérieur de ces zones climatiquement favorables (Fig. 5) les anomalies négatives concernent l'Amazonie, le Bassin du Congo et une bonne part de l'Asie du Sud-Est, surtout l'Insulinde mais aussi les Ghats orientaux, la Birmanie et la majeure partie de l'Indochine, et la Péninsule du Cap York en Australie. Si cette absence de Tristichacées, inféodées aux chutes et aux rapides, se comprend fort bien dans les Bassins plats de l'Amazone et du Congo, il n'en est pas de même pour les Ghats orientaux, la Chaîne de l'Arakan, les Monts Dawnara et Bilauktaung, la Cordillère annamitique et les nombreuses chaînes montagneuses de l'Insulinde, où les torrents ne manquent pas. Nous reviendrons sur ce point.

## B. LE GENRE TRISTICHA

Essayons d'entrer plus dans le détail sur le cas de l'Afrique dont nous pensons le degré d'exploration floristique le plus satisfaisant (Fig. 7). Toutes les populations de *Tristicha* (ici seulement *T. trifaria* avec 2 sous-espèces) dont nous connaissons l'existence y ont été portées ainsi que les limites du run off inférieur à 50 et les zones où la durée de la saison sèche excède trois mois consécutifs (précipitations inférieures à 10 mm). Les anomalies négatives 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 20 et 21 correspondent de très près à la transgression cénomaniennese-néonienne (Crétacé supérieur) qui a ourlé l'Afrique de petits bassins de roches calcaires. Les Tristichacées sont des silicicoles très strictes ainsi que l'indique, entre autres, leur incapacité à utiliser les hydrogénocarbonates dissous dans l'eau.

L'anomalie 10 correspond évidemment au Bassin du Congo, très plat et dépourvu de rapides. On notera que dès que ce fleuve atteint son bief aval qui traverse des schisto-quartzites à relief appalachien on rencontre des populations de *Tristicha* et que ses affluents, dans leur partie amont sur roches cristallophylliennes en sont riches. L'anomalie 11, au Sud du lac Victoria, est celle des savanes de Shinyanga et du Fipa, en Tanzanie. Ce sont des plateaux mollement ondulés avec de vastes dépressions marécageuses et on n'y rencontre que des rivières peu importantes (Malagarasi, Rungwa, Ugala), dont le cours calme n'est pas favorable à l'implantation des Tristichacées, pas plus que ne l'est la longueur de la saison sèche. L'anomalie 12 est celle du Plateau du Niassa, au Mozambique, qui descend très progressivement vers l'Océan indien. Les Rios Lugenda et Lurio ont un cours tranquille qui ne convient pas aux besoins en eaux agitées des Tristichacées. Le Rio Rovuma dont le bief amont serait plus favorable *a priori* est encore fort mal connu (EXELL, 1960) et il se pourrait qu'il ne s'agisse que d'une lacune dans les récoltes. En ce qui concerne l'anomalie 13, il faut noter que se cumulent probablement l'effet de l'altitude et la pauvreté des récoltes plus que la nature des roches-mères (laves de la série tholéiitique) seulement localement relativement basiques. Il nous paraît possible que des Tristichacées existent dans la partie supérieure du Gogeb, de l'Akobo ou du Shebele. La lacune 14 est, bien évidemment, due à des facteurs climatiques, notamment aux températures moyennes mensuelles trop basses en hiver.

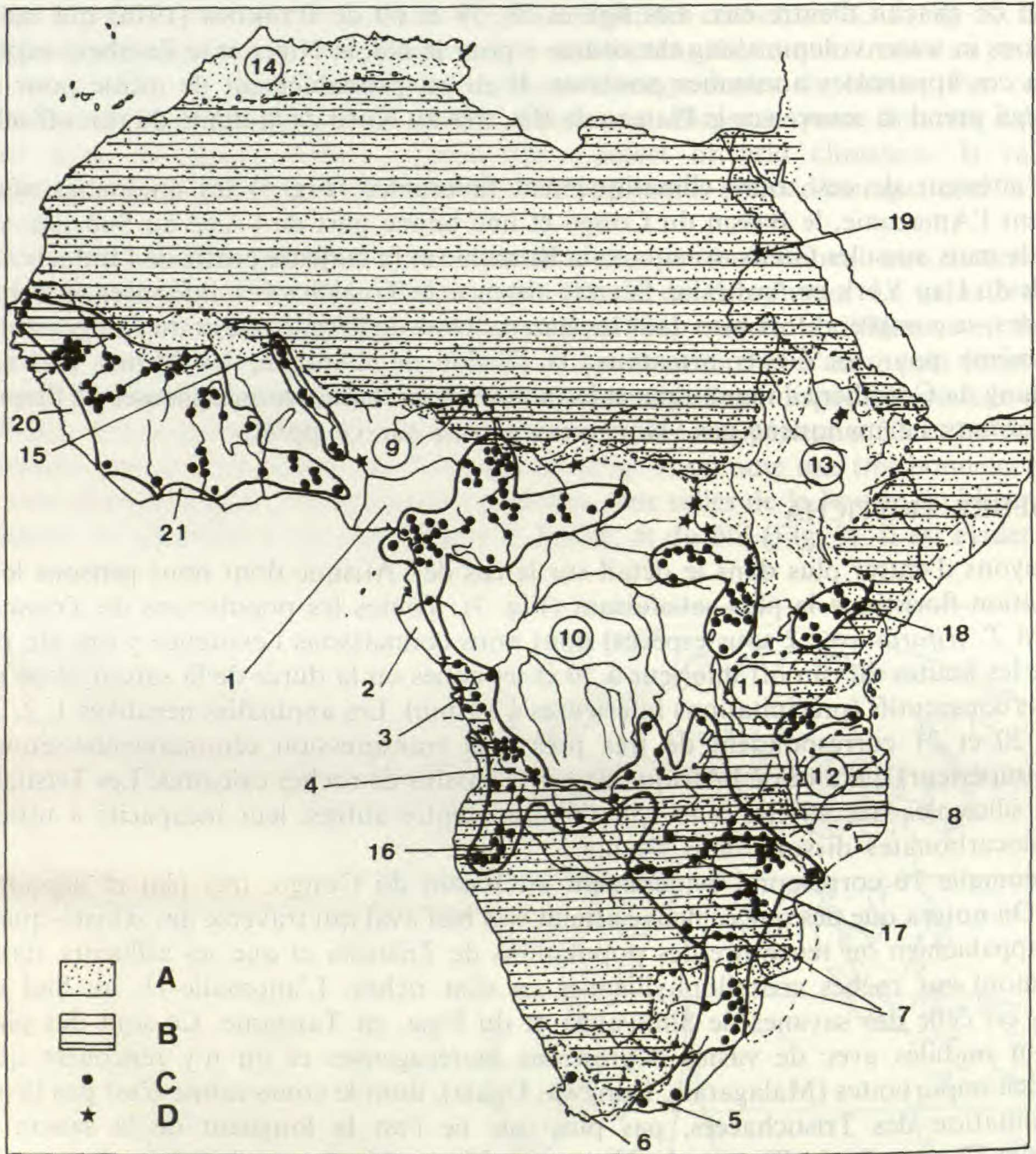


Fig. 7. — Répartition de *Tristicha trifaria* en Afrique : 1, transgression crétacé-éocène du Bas Nigeria ; 2, transgression crétacée du Bas Ogooué ; 3, transgression crétacé-éocène de l'embouchure du Congo ; 4, transgression crétacée de Lobito ; 5, transgression turonienne du Cape Seal ; 6, transgression crétacée du Fish Hoek ; 7, transgression crétacée des Monts Lebombo ; 8, transgression crétacée des Monts Mulanje ; 9, plateau de Jos (= plateau bauchi) ; 10, Bassin du Congo ; 11, steppe de l'Iwembere ; 12, plateau du Niassa ; 13, plateaux éthiopiens ; 14, anomalies du Maghreb ; 15, anomalie du Niger ; 16, anomalie du Rio Cunene ; 17, anomalie du Zambèze ; 18, anomalie du Fleuve Tana ; 19, station (disparue) d'Assouan ; 20, transgression crétacée de Bissau ; 21, transgression crétacée de Basse Côte d'Ivoire. — A : run off < 50 mm/an ; B : saison sèche > 3 mois consécutifs ; C : subsp. *trifaria* ; D : subsp. *pulchella*.



Les anomalies positives 15, 16, 17 et 18 ont déjà été évoquées précédemment. L'existence, ancienne, d'une population stérile de *Tristicha trifaria* à Assouan (19), appartenant à la sous-espèce *pulchella* comme les populations aux limites du Bahr el Ghazal dans des affluents du Nil blanc, le Sue Jur notamment, pourrait s'expliquer par un transport, le long du fleuve, par une crue exceptionnelle et l'existence à la première cataracte de syénites (dont c'est la localité-type) : « les torrents des montagnes emportent souvent dans les plaines des espèces qu'on est étonné d'y trouver. Ce sont des cas frappants, notés par tous les Botanistes, mais dont l'importance est presque nulle en géographie botanique » (DECANDOLLE, 1840).

L'exemple de l'Afrique nous conduit à penser que le genre *Tristicha* y occupe la totalité des stations répondant aux conditions suivantes :

- a) climat tropical ou sub-tropical humide ;
  - b) moins de 3 mois de saison sèche ;
  - c) run off supérieur à 50 mm/an<sup>-1</sup> par bassin versant ;
  - d) eau non dure, ce qui exclut les régions à roches calcaires ou à laves basiques et, sur une certaine distance, les rivières qui en descendent ;
  - e) dénivelés suffisants, ou rupture de pente (cascades ou rapides),
- et se rencontre également dans de grands fleuves répondant aux critères *d* et *e*, qui échappent eux-mêmes de façon très locale aux critères *a*, *b* et *c*.

La seule exception est celle du Plateau bauchi (= Plateau de Jos) au Nigeria (9 sur la Figure 7). C'est un énorme bastion de roches cristallophylliennes atteignant 1000 mètres d'altitude, entaillé de gorges profondes que dominant des pentes abruptes, et pourvu de rivières importantes (Kaduma, Mariga, Mada, Gongoba, Gana...) avec un climat tropical humide. L'absence de récoltes de Tristichacées dans une région assez bien explorée botaniquement n'y est nullement compréhensible par les causes actuelles. Nous verrons en conclusion une autre possibilité.

Les conclusions obtenues sur l'exemple de l'Afrique s'appliquent bien à l'Amérique du Sud et du Centre. *Tristicha* est absent de la Presqu'île du Yucatan (couverture sub-horizontale calcaire), des Péninsules de Guajira et de Paraguana (sécheresse marquée par une végétation à épineux), des Bassins de l'Orénoque et de l'Amazone (trop plats), du domaine des caatingas et des cerrados du Nord-Est brésilien (run off insuffisant et saison sèche marquée), mais aussi de la région des forêts d'*Araucaria* du Sud du Brésil, où pourtant le cours supérieur du Rio Paraguay devrait en posséder. Il semble, comme nous en verrons en Asie un autre exemple, qu'il y ait incompatibilité entre une végétation terrestre à conifères et la présence de Tristichacées dans les rivières qui la traversent. Ses limites à l'Ouest et au Sud sont évidemment dues à la fraîcheur du climat.

L'absence de *Tristicha* en Insulinde, alors qu'il existe dans la Terre d'Arnhem, pourrait être liée à la structure géologique de cette région, très affectée par des orogénèses mésozoïques et où les calcaires ne sont pas rares (Chaîne de Meratus à Bornéo, calcaires miocènes et pliocènes de Java et de Flores, calcaires triassiques de Timor et de Sulewesi et oligocènes de la Nouvelle-Guinée). Par ailleurs, ses volcans se caractérisent le plus souvent par des laves des séries calco-alcaline (Indonésie) ou alcaline (Nouvelles-Hébrides, Iles Salomon, ride de l'Izu-Bonin). De même les laves de l'Irian Jaya- New Papua appartiennent à la série shoshonitique.

Toutes ces roches-mères sont riches en bases échangeables (ancienne « Province pacifique calco-alcaline » des Géologues) et les cours d'eau qui les traversent probablement d'eaux trop dures pour que les Tristichacées puissent s'y installer. Il ne s'agit cependant que d'une hypothèse.

Il faut également souligner que le genre *Tristicha* existe (anomalie positive) dans 3 ou 4 îles. On le rencontre dans six torrents sur le Pinar del Rio, à Cuba, à 400 km des côtes du Yucatan et à environ 1000 km des localités continentales les plus proches (Honduras). C'est un relief peu important, siliceux, remarquable par la présence de plusieurs genres à aire disjointe (*Befaria*, *Kalmia*, *Quercus*), souvent avec une spéciation très localisée (*Pinus tropicalis*, *Vaccinium cubense*, *Pieris cubensis*...).

*Tristicha* est abondant à La Réunion et à l'île Maurice et a peut-être été récolté il y a près de 2 siècles à la Grande Comore (étiquetage d'herbier très douteux). Les volcans de La Réunion et de l'île Maurice ont des laves de la série tholéiitique, comme le Drakensberg en Afrique du Sud, relativement acides et qui ne s'opposent pas plus que le climat à la présence des *Tristicha*. Il n'en demeure pas moins que ces populations sont à environ 1000 et 1200 km des populations malgaches et à 2600 et 2800 km des populations continentales les plus proches. VAN STEENIS (1981) à propos des *Tristicha trifaria* de l'île Maurice suppose qu'il peut s'agir d'un « small foundered or drifted continental block originally belonging to Gondwanaland, later volcanized and thus obliterating its continental origin ». RIVALS (1952), Géologue de formation, avant que l'on ne parle de la dérive des continents, envisageait comme possible que certaines espèces de La Réunion (il ne cite pas dans ses listes de *Podostemopsida*) aient « pu préexister en partie sur un socle continental aujourd'hui disparu... la distribution de certaines espèces et d'assez nombreux genres paraît être un souvenir de très lointaines périodes géologiques ». Pour de nombreux Géologues actuels, ces îles appartiennent effectivement à un micro-continent « de l'Arc des Seychelles », très voisin de la pointe Sud de l'Inde avant la fragmentation du Gondwana (PINOT, 1968). On notera cependant qu'il n'a jamais été trouvé de *Podostemopsida* aux Seychelles elles-mêmes où nous en avons cherché en vain à Mahé et à Praslin.

### C. LES AUTRES GENRES

A la lumière de ce que nous venons de voir pour le genre *Tristicha* les anomalies négatives signalées plus haut pour les autres genres peuvent-elles maintenant s'expliquer ?

Le genre *Weddellina* est endémique du bouclier antécambrien des Guyanes (Fig. 1, carton C). Il semble absent des Plateaux de la Gran Sabana et de la Serra Parima. Ces régions correspondent au « domaine des savanes intérieures des Guyanes » (SCHNELL, 1987) sur des grès déposés sur le bouclier cristallophyllien. Ces « grès du Roraïma », calcaires, avaient été attribués au Crétacé mais une datation plus récente leur attribue un âge très ancien (1700 MA). L'analyse de STEYERMARK (1979) montre que la flore de ce bouclier, inclus les grès du Roraïma, possède de nombreux genres à distribution « ouest-gondwanienne-américaine » ou « australa-sienne-malaise-américaine », conclusion identique à celle de BASSETT-MAGUIRE (1970). *Weddellina* occupe toutes les stations disponibles sur ce très vieux bouclier, à l'exception des surfaces

calcaires plates qui lui sont défavorables, ce en quoi il manifeste les mêmes aptitudes écologiques que *Tristicha*.

Le genre *Malaccotristicha* est étroitement endémique des montagnes du Kelantan (Sud de la Péninsule malaise) dans des rapides à gros blocs (« boulders ») granitiques. Le genre *Indotristicha* se rencontre dans les Ghats occidentaux (Karnataka, Tamil Nadu, Kerala) où il est assez abondant en ce qui concerne *I. ramosissima* et très rare pour *I. tirunelveliana* (une seule station connue). Il est endémique du bourrelet du vieux socle gondwanien métamorphique (gneiss et charnokites) et particulièrement de son rebord Ouest. Les Ghats orientaux ont une pente beaucoup moins forte et sont formés par des roches souvent très basiques (alkali-syénites, kodurite, calc-granulites). Ces facteurs suffisent à expliquer l'absence de Tristichacées dans cette dition.

Le genre *Dalzellia* a une répartition nettement discontinue dans le Sud asiatique. *D. ceylanica* existe dans les Ghats occidentaux et au Sri Lanka, *D. carinata* et *D. diversifolia* ont été récoltés dans les torrents descendant du Plateau des Boloven et dans les chutes du Mae Nam Mun (= rivière de Ubon) en Indochine, et *D. sessilis* est endémique de la rivière Ting dans le Fujian (= Foukien), en Chine du Sud-Est, sur le horst de Fuxian d'âge pré-sinien. Dans tous ces cas les roches-mères sont cristallophylliennes. Si l'on tient compte des limites climatologiques globales (Fig. 5) et surtout des températures mensuelles moyennes vraies (Fig. 4) on constate que l'anomalie négative la plus nette concerne le Chaîne de l'Arakan Yoma, en Birmanie. Elle est constituée de sédiments triassiques et crétacés, bordés de serpentines, roches beaucoup trop basiques pour l'établissement des Tristichacées. Le gel semble pouvoir expliquer leur absence des montagnes précambriennes du Yunnan dont la végétation mêlée de fruticées à *Rhododendron simsii* et *R. decorum* et de forêts de conifères (*Pinus*, *Picea*, *Abies*) témoigne d'un climat assez froid. Une allélopathie due aux résineux n'est peut-être pas à exclure aussi. Aucune cause actuelle ne peut expliquer l'absence de *Dalzellia* de la Péninsule malaise, où existe le genre voisin *Malaccotristicha*. Quant à son absence de l'Insulinde, les mêmes raisons que celles invoquées plus haut à propos du genre *Tristicha* semblent à retenir.

Nous voyons, en conclusion, que la même sensibilité aux ions alcalins qui expliquait des anomalies négatives pour le genre *Tristicha* caractérise les autres genres de Tristichacées. S'y ajoutent, comme pour le genre *Tristicha*, des limites d'aires dues à l'incapacité des Tristichacées à résister à de trop longues périodes de sécheresse, à une température moyenne trop froide, à un run off insuffisant ou à une trop grande planéité du relief. Les disjonctions d'aires du Sud de l'Asie ne sont cependant pas complètement expliquées par ces causes actuelles.

Il est important de noter que l'inféodation des Tristichacées au milieu aquatique et leur très courte période de floraison à la décrue des eaux entraînent un véritable isolement reproductif entre les diverses populations. En effet, cette décrue est étroitement liée au rythme des saisons et indirectement à la date de la mousson, particulièrement à l'arrivée de la saison sèche à des dates variables sur une aire globale aussi vaste. Les poissons vivant uniquement dans les rivières à cours très rapide dans la même région présentent de très comparables disjonctions d'aire, bien que semblant moins sensibles aux ions alcalins (JAYARAM, 1974), avec une semblable spéciation générique.

## II. DEGRÉ D'AVANCEMENT MORPHOLOGIQUE

Est-il possible de savoir, sans tenir compte de la distribution géographique, quel degré d'évolution morphologique a été atteint par chaque genre de Tristichacées, éventuellement par chaque espèce ? Le premier problème qui se pose est évidemment celui des caractères à prendre en compte, à l'intérieur d'une famille assez homogène et de morphologie très particulière.

### A. WEDDELLINOIDÉES ET TRISTICHOIDÉES

Examinons d'abord *Weddellina*, en comparaison avec les autres genres qui constituent les Tristichoidées (Tableau 1). La présence de nombreuses bractéoles en disposition spiralée chez *Weddellina* est certainement plus primitive que celle de 2 bractéoles sub-opposées ou leur absence dans les Tristichoidées. Cependant les bractéoles de *Weddellina* sont écailleuses alors que celles d'*Indotristicha ramosissima* sont à l'état « ramulus » plus primitif morphologiquement (CUSSET, 1969; CUSSET & CUSSET, 1988b).

TABLEAU 1 : Différences entre *Weddellina* et les autres Tristichacées.

	WEDDELLINA	AUTRES TRISTICHACÉES
Bractéoles	4 à 10 en spirales	2 ou 0 sub-opposées
Tépales	5	3
Étamines	5 à 25	3 à 1
Pollen	ellipsoïdal 3-colporoïdé	sphéroïdal 8 à 12 foramens
Ovaire	2 loges	3 loges
Pousses	spécialisées	non spécialisées
Branchies	présentes	absentes
Stomates	présents	absents ?
Canaux sécréteurs	présents	absents ?

L'existence de 5 tépales dans *Weddellina* (au lieu de 3) pourrait être considéré comme un trait primitif, dû à la réduction du nombre de pièces florales. Au Cénomaniens, on connaît des périanthes à 5 pièces, mais aussi à 6 (FRIIS & CREPET, 1987) et à l'Albien, plus ancien, il existe des fleurs à partie basale mal conservée à 3 étamines, comme des fleurs à 5 étamines entourées d'un nombre mal défini d'écailles.

Dans *Weddellina* il semble que l'on ne doive pas interpréter l'existence possible de 15, 20 ou 25 étamines comme plus primitive que celle de 5, cas que l'on y rencontre aussi. Ces étamines sont sur un seul cycle, souvent assez mal défini. En effet les étamines surnuméraires se développent plus tardivement, au sens ontogénique, que les 5 primordiales, et parfois leurs ébauches ne s'intercalent qu'avec difficulté entre les ébauches plus âgées. Il nous semble que cette ontogénie pourrait être interprétée comme l'indice d'une multiplication secondaire du nombre d'étamines.

Le pollen de *Weddellina*, d'après VAN ROYEN (1950), est ellipsoïdal, 3-colporoïdé, et celui des Tristichoidées (*Tristicha*, *Indotristicha*, *Dalzellia*) sphéroïdal et 8- à 12-foré. Il ne semble pas que l'on puisse relier simplement ces deux types polliniques. Le pollen « boat-shaped », bilatéral et 3-colporoïdé de *Weddellina* est comparable à ce que l'on connaît dans le « Mesozoic level of aperture » de KUPRIANOVA (1969) et d'un type certainement primitif pour une Angiosperme. Mais il existe aussi des familles magnoliacéennes (Chloranthacées, Aristolochiacées) et des Alismatales à pollen radiosymétrique et polyporé. Il se pourrait que plus qu'une indication sur l'ancienneté relative de ces deux sous-familles, leurs pollens nous montrent une divergence très ancienne, analogue à celle entre les familles les plus primitives des *Magnoliopsida* et des *Liliopsida* (WALKER, 1974). L'existence simultanée dans les *Podostemopsida* de pollens en monade ou en dyade, peut-être en filaments d'après des observations anciennes (SCHLEIDEN, 1844), inaperturés, 3-colpés, 3-colporoïdés, zonocolpés, oligo- ou polyporés plaide pour leur grande ancienneté.

Il paraît bien difficile de savoir sûrement si un ovaire à 2 loges est moins avancé morphologiquement qu'un à 3 loges, ou réciproquement. Pour CRONQUIST (1968) une « gradual reduction in carpel number » suit généralement la marche de l'évolution. Les ovaires syncarpes du Cénomaniens ont 3 ou 5 loges, mais on rencontre à l'Albien un ovaire à 2 loges (SAMYLINA, 1960) et même, à l'Hauteriviens, le *Gurvanella dictyoptera* a été interprété comme ayant un ovaire syncarpe biloculaire (KRASSILOV, 1982), mais FRIIS & CREPET (1987) doutent de sa nature angiospermienne. On remarquera que, très exceptionnellement *Tristicha trifaria* subsp. *trifaria* présente un ovaire à 4 loges et à 4 styles (*exsiccatum* Perrier 10560 de l'Ouest de Madagascar).

Les « branchies » de *Weddellina* (CUSSET & CUSSET, 1988b) ont souvent été comprises comme provenant d'une adaptation darwinienne au milieu, favorisant l'absorption des gaz dissous, et, à ce titre, seraient un caractère évolué. Inversement, devant l'étonnante absence d'adaptations dans les *Podostemopsida* (WILLIS, 1914; ARBER, 1920) on pourrait aussi penser qu'il s'agit de pleuridies (CHADEFAUD, 1949, 1968) analogues à celles des Algues ou des Bryophytes. Les feuilles phyllidiennes représentées par cet auteur ont une morphologie, une position et une structure tout à fait analogues à celles des branchies de *Weddellina*. Dans cette hypothèse, les branchies seraient relictuelles.

L'observation de stomates dans le *Weddellina* et leur absence dans les Tristichoidées ne permet pas de conclusions bien fermes. Ils sont extrêmement rares, observés pour la première fois en 1987 (CUSSET & CUSSET, 1988b) et il est possible que, simplement, ils n'aient pas encore été vus dans une Tristichoidée. La présence, enfin, de canaux sécréteurs dans les bras protocormiaux de *Weddellina* serait éventuellement à considérer comme primitive, mais de façon très prudente.

En conclusion, un ensemble de critères, tous à valeur passablement incertaine, pourrait laisser penser que le degré d'avancement morphologique de *Weddellina* est inférieur à celui des Tristichoidées. Cependant l'existence dans ce genre de pousses fertiles et stériles très spécialisées et de morphologies bien différentes est très probablement plus évoluée que la structure sur ce point indifférenciée des Tristichoidées. Nous ne voyons aucune autre possibilité que de conclure à une divergence très ancienne entre Weddellinoidées et Tristichoidées, chaque sous-famille ayant évolué morphologiquement pour son propre compte.

## B. LES TRISTICHOIDÉES

Deux démarches sont possibles dans l'analyse des relations entre Tristichoidées :

- retenir un grand nombre de caractères et en faire une analyse phénétique;
- choisir les critères semblant opportuns.

Dans la première approche, une étude par agrégation (« clustering ») est très facile, mais elle exige au minimum une quarantaine de caractères (WATSON et al., 1967) et le choix de la métrique est des plus subjectifs. Dans les Tristichoidées, il est impossible de trouver plus d'une dizaine de caractères qui ne soient pas qualitativement identiques pour tous les genres de cette sous-famille. En un premier temps, nous les avons tous examinés, puis nous en avons écarté deux.

Le premier est le caractère fleur solitaire/fleurs groupées. On peut également envisager une réduction numérique d'une inflorescence initiale ou une ramification secondaire du primordium floral (pousse de renfort, dans la terminologie de TROLL). Nous penchons pour la seconde solution dans le cas de *Tristicha trifaria* subsp. *tlatlayana*, seule Tristichoidée à avoir des fleurs groupées, mais sans pouvoir le justifier. Le second caractère écarté est celui de fleur sessile/fleur pédicellée. L'existence d'un pédicelle floral peut être considéré comme due à l'intercalation secondaire d'un méristème formé *de novo*, mais son absence, dans le seul *Dalzellia sessilis*, peut également être comprise comme résultant d'une inhibition secondaire d'un méristème intercalaire habituel. Il ne nous a pas été possible de procéder à une étude ontogénique sur ce point, les échantillons disponibles étant rarissimes et trop âgés.

Les critères retenus sont :

- thalle de type habituel/de type *Dalzellia ceylanica*. Dans ce dernier cas il existe des bras protocormiaux à valeur mixte, caulinaire et hypocotylaire et une confluence secondaire de ces bras;
- absence/présence d'une cupule formée par une croissance localement fortement dissymétrique du bras protocormial;
- absence/présence d'une cupule formée par la coalescence latérale d'écailles;
- bractée florale sous forme de ramulus/sous forme d'écaille;
- bractéoles sous forme de ramuli, de 2 écailles ou absentes;
- stipules ramuliformes, écailleuses ou absentes;
- nombre d'étamines (de 3 à 1);
- miniaturisation générale de la plante.

Nous envisageons le degré d'avancement de chacun de ces critères (Tableau 2).

Il ne nous a pas paru possible de pondérer ces critères et nous les considérons ici comme de valeur égale. La cotation pour un Indice d'avancement (SPORNE, 1949) a été faite de deux façons, équivalentes (Tableau 3) mais donnant des impressions subjectives différentes (Tableaux 4 et 5). Nous avons pris en compte des groupes de populations de morphologies identiques, plus que les taxons résultant de l'analyse taxinomique classique qui sont ainsi un peu sub-divisés en entités qui n'ont pas forcément un statut taxinomique.

TABLEAU 2 : Caractères retenus pour estimer le degré d'avancement morphologique.

N°	PRIMITIF	INTERMÉDIAIRE	EVOLUÉ
1 Thalle	type habituel		type <i>D. ceylanica</i>
2 Cupule	sans		thalloïde
3 Cupule	sans		foliaire
4 Bractée	ramulus		écaille
5 Bractéoles	ramuli	écailles	sans
6 Miniaturisation	non		oui
7 Stipules	ramuli	écailles	sans
8 Etamines	3	2	1

TABLEAU 3 : Cotation pour l'indice d'avancement morphologique.

	COTATION A	COTATION B
Primitif	1	0
Intermédiaire	2	0,5
Evolué	3	1

TABLEAU 4 : Matrice des valeurs en cotation A.

CRITÈRE	1	2	3	4	5	6	7	8	TOTAL
<i>Tristicha trifaria</i> subsp. <i>trifaria</i>	1	1	1	1	2	1	1-3	3	11-13
<i>T. trifaria</i> à 2 étamines	1	1	1	1	2	1	1	2	10
<i>T. trifaria</i> subsp. <i>pulchella</i>	1	1	1	2	2	1	2	3	13
<i>T. trifaria</i> subsp. <i>tlatlayana</i>	1	1	1	2	3	1	3	3	15
<i>T. australis</i>	1	1	1	1	2	1	3	2-1	11-12
<i>Malaccotristicha</i>	1	1	1	1	2	3	2	1	12
<i>Indotristicha ramosissima</i>	1	1	3	1	1	1	2	1	11
<i>I. tirunelveliana</i>	1	1	3	1	3	1	2	1	13
<i>Dalzellia ceylanica</i>	3	3	1	3	3	1	3	1	18
<i>D. carinata</i>	1	1	1	1	3	1	3	1	12
<i>D. diversifolia</i>	1	1	1	1	3	1	3	1	12
<i>D. sessilis</i>	1	1	1	1	2	1	3	1-2	11-12

Les deux modes de cotation aboutissent à des classements identiques (Tableau 6). Deux remarques principales en résultent :

— Quand on examine les unités opérationnelles de rang inférieur, le classement est assez net. Les populations à 2 étamines de *Tristicha trifaria* sont relativement peu évoluées, comme l'*Indotristicha ramosissima* alors que le *Dalzellia ceylanica* apparaît comme le plus évolué. Ces constatations sont passablement triviales pour qui connaît la famille.

— Quand on s'intéresse aux genres, leurs représentants sont tout à fait dispersés dans ce classement, *Tristicha* allant du 1<sup>er</sup> à l'avant-dernier rang.

TABLEAU 5 : Matrice des valeurs en cotation B.

CRITÈRE	1	2	3	4	5	6	7	8	TOTAL
<i>Tristicha trifaria</i> subsp. <i>trifaria</i>	0	0	0	0	½	0	0-1	1	1,5-2,5
<i>T. trifaria</i> à 2 étamines	0	0	0	0	½	0	0	½	1
<i>T. trifaria</i> subsp. <i>pulchella</i>	0	0	0	½	½	0	½	1	2,5
<i>T. trifaria</i> subsp. <i>tlatlayana</i>	0	0	0	½	1	0	1	1	3,5
<i>T. australis</i>	0	0	0	0	½	0	1	0-½	1,5-2
<i>Malaccotristicha</i>	0	0	0	0	½	1	½	0	2
<i>Indotristicha ramosissima</i>	0	0	1	0	0	0	½	0	1,5
<i>I. tirunelveliana</i>	0	0	1	0	1	0	½	0	2,5
<i>Dalzellia ceylanica</i>	1	1	0	1	1	0	1	0	5
<i>D. carinata</i>	0	0	0	0	1	0	1	0	2
<i>D. diversifolia</i>	0	0	0	0	1	0	1	0	2
<i>D. sessilis</i>	0	0	0	0	½	0	1	0-½	1,5-2

TABLEAU 6 : Degré d'avancement morphologique.

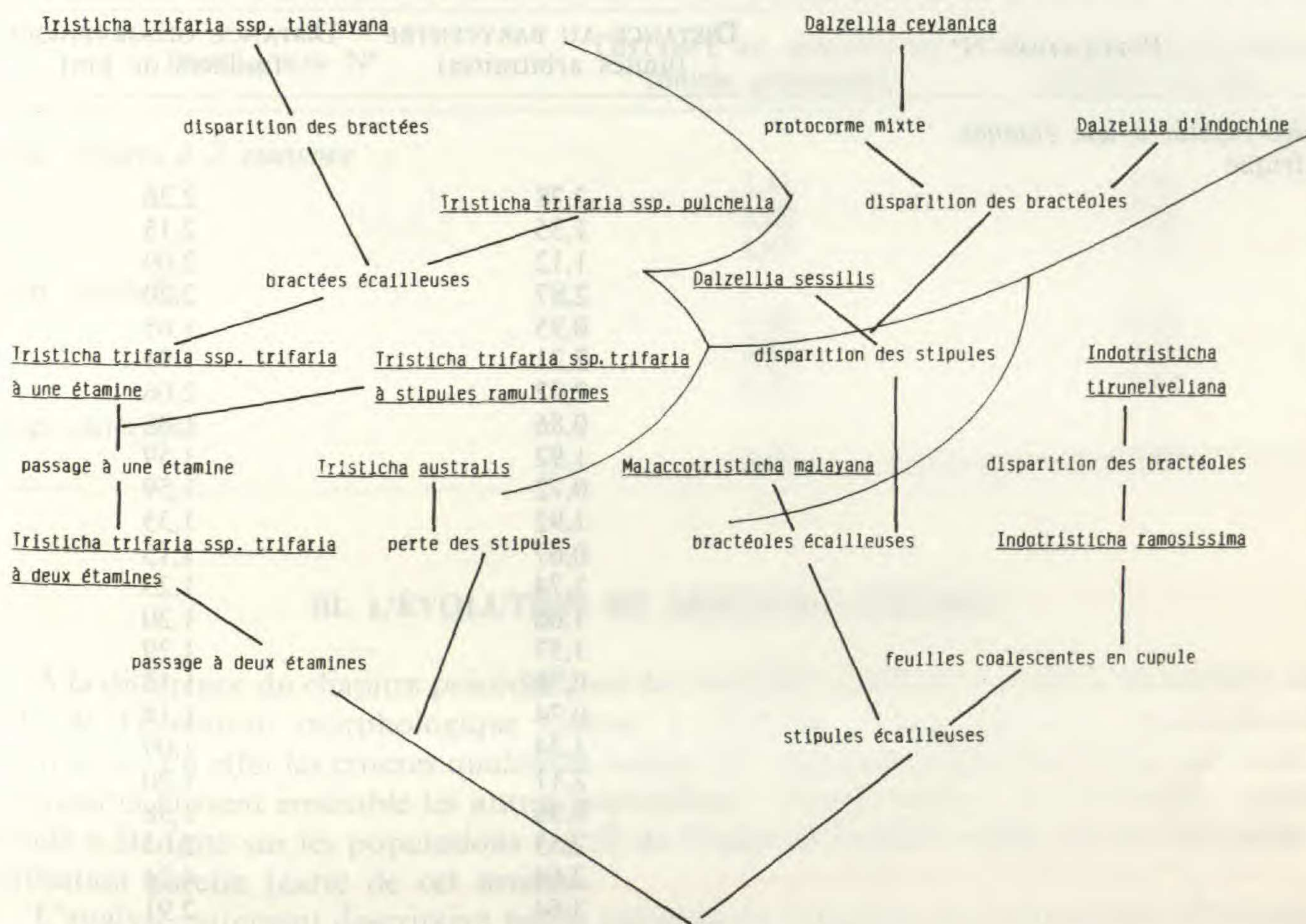
	COTATION A	COTATION B
Ancêtre hypothétique	8	0
<i>Tristicha trifaria</i> à 2 étamines	10	1
<i>Indotristicha ramosissima</i>	11	1,5
<i>Tristicha australis</i>	11-12	1,5-2
<i>Dalzellia sessilis</i>	11-12	1,5-2
<i>Tristicha trifaria</i> subsp. <i>trifaria</i>	11-13	1,5-2,5
<i>Dalzellia carinata</i>	12	2
<i>Dalzellia diversifolia</i>	12	2
<i>Malaccotristicha</i>	12	2
<i>Tristicha trifaria</i> subsp. <i>pulchella</i>	13	2,5
<i>Indotristicha tirunelveliana</i>	13	2,5
<i>Tristicha trifaria</i> subsp. <i>tlatlayana</i>	15	3,5
<i>Dalzellia ceylanica</i>	18	5

Un simple indice d'avancement ne nous fournit guère de renseignements vraiment utiles. Cela tient sans aucun doute à ce que les différents critères disponibles ont évolué différemment dans les différents genres. Nous pensons cependant vraisemblable qu'à l'échelle de la sous-famille, ce qui n'est sûrement pas exact à l'échelle de la classe, un caractère donné qui a atteint une modalité évoluée ne peut reprendre une modalité primitive. En acceptant cette hypothèse, l'arrangement le plus parcimonieux possible est celui présenté dans le Tableau 7. En plus de sa parcimonie, cet arrangement nous semble heureux pour plusieurs raisons :

- Il ne contredit en aucune façon l'indice d'avancement.
- Les unités opérationnelles représentant les divers genres se disposent de telle manière qu'il y a groupement par genre, ce qui n'a pas été recherché *a priori* dans la constitution de cet arrangement.



TABLEAU 7 : Evolution morphologique des Tristichacées. Explications dans le texte.



— Il est conforme aux intuitions des spécialistes de cette famille, pourquoi ne pas le dire? C'est ainsi que le *Malaccotristicha malayana* est proche des *Indotristicha* (opinion de DRANSFIELD & WHITMORE, 1970) et des *Tristicha* (opinions d'ASTON, 1973 et de VAN STEENIS, 1973), particulièrement de *T. australis* considéré comme intermédiaire entre *T. trifaria* et *Malaccotristicha* par ces derniers auteurs. De même *Indotristicha ramosissima* apparaît comme le plus primitif des Tristichoidées asiatiques, ce qui était déjà l'avis de WILLIS (1902), et *Dalzellia* comme le plus évolué, ce qui est l'opinion de tous les Monographes de cette famille.

Il est remarquable de constater qu'une dichotomie fondamentale sépare le genre *Tristicha* des autres Tristichoidées. Il est bien tentant de mettre ce fait en parallèle avec leurs comportements différents en ce qui regarde leurs distributions géographiques: *Tristicha* est un genre à très vaste répartition, l'une des très rares plantes aquatiques à être pantropicale, alors que les autres genres ont une distribution dans le Sud de l'Asie, en aires très distinctes (voir plus haut). Ce caractère n'a cependant absolument pas été retenu dans l'élaboration du Tableau 7.

Par ailleurs la grande variabilité interne de *Tristicha trifaria*, qui se révèle dans le Tableau 7 comme dans l'étendue de son indice d'avancement morphologique, demande une étude particulière.

TABLEAU 8 : Distance au barycentre et distance géographique.

POPULATION N°	DISTANCE AU BARYCENTRE (unités arbitraires)	DISTANCE GÉOGRAPHIQUE (milliers de km)
<i>Subsp. trifaria à une étamine.</i>		
Afrique		
1	2,78	2,26
2	1,35	2,15
3	1,12	2,09
4	2,87	2,20
5	0,95	1,65
6	2,21	1,91
7	2,22	2,06
8	0,86	1,88
9	1,92	1,59
10	0,72	1,59
11	1,92	1,35
12	0,67	1,15
14	1,74	1,23
15	1,06	1,20
16	1,57	1,29
17	0,78	1,15
18	0,74	1,14
19	1,24	1,09
22	2,11	1,20
23	0,96	1,88
24	2,53	2,65
25	2,64	4,24
26	3,64	2,91
27	5,31	3,41
28	3,61	3,39
29	2,72	3,15
30	4,81	3,26
31	4,84	4,35
32	5,27	4,97
33	4,45	5,06
34	6,05	6,29
<i>Subsp. trifaria à une étamine.</i>		
Amérique		
36	3,16	7,18
37	3,01	6,40
38	3,67	6,19
40	2,19	6,34
41	3,07	4,94
42	2,37	4,69
43	0,93	4,28
44	0,43	0,62
45	0,34	0,37
49	0,87	1,94
50	1,14	2,10
51	1,87	2,94
52	1,39	2,81
53	1,86	3,90

TABLEAU 8 (suite) : Distance au barycentre et distance géographique.

POPULATION N°	DISTANCE AU BARYCENTRE (unités arbitraires)	DISTANCE GÉOGRAPHIQUE (milliers de km)
Subsp. <i>trifaria</i> à 2 étamines		
46	1,11	1,47
47	1,19	1,56
48	1,47	1,72
Subsp. <i>pulchella</i>		
13	5,38	0,56
20	4,53	1,62
21	4,70	2,44
Subsp. <i>tlatlayana</i>		
35	5,53	7,40

### III. L'ÉVOLUTION DE *TRISTICHA TRIFARIA*

A la différence du chapitre précédent, où des variables qualitatives étaient pertinentes, une étude de l'évolution morphologique interne à *Tristicha trifaria* doit être essentiellement quantitative. En effet les critères qualitatifs isolent très rapidement les sous-espèces *pulchella* et *tlatlayana* et laissent ensemble les autres populations, correspondant à la sous-espèce *trifaria*. L'étude a été faite sur les populations 1 à 53 de CUSSET & CUSSET (1988a) qui en indiquent la localisation précise (carte de cet article).

L'analyse purement descriptive par la méthode de l'Analyse en Composantes Principales nous paraît pertinente, mais il faut y ajouter la distance au barycentre dans l'hyper-espace, distance euclidienne calculée à partir de variables toutes centrées-réduites (variables considérées comme de valeur égale). Cette distance, pour les différentes populations, est indiquée dans le Tableau 8 pour l'analyse portant sur toutes les populations de *Tristicha*, figurée par CUSSET & CUSSET (1988a, fig. 4 et 5).

La distance géographique envisagée ici est, pour les populations africaines la distance à vol d'oiseau entre leur station et Port-Gentil, au Gabon, et pour les populations américaines, la même distance, prise entre leur station et Maceio (au Brésil). La raison de ce choix apparaîtra plus loin.

On peut porter cette distance au barycentre, qui traduit la déviation par rapport à la population moyenne (au sens statistique) de l'ensemble des *Tristicha trifaria* sur des cartes de localisation des stations (Fig. 8 et 9). On voit immédiatement qu'il est possible de tracer des courbes inter-classes de distances. Il convient cependant de prêter attention à ce que ces distances sont données par l'ordinateur en valeur absolue. En effet la distance euclidienne provient de l'expression

$$\Delta = \left\{ \sum_k^n [x_{ki} - x_{kj}]^2 \right\}^{1/2}$$

C'est ainsi que les populations 1 et 25 ont des  $\Delta$  voisins de 2,78 et de 2,64. Cependant l'examen des figures 4 et 5 de CUSSET & CUSSET (1988a) montre qu'elles sont à l'opposé dans le nuage de

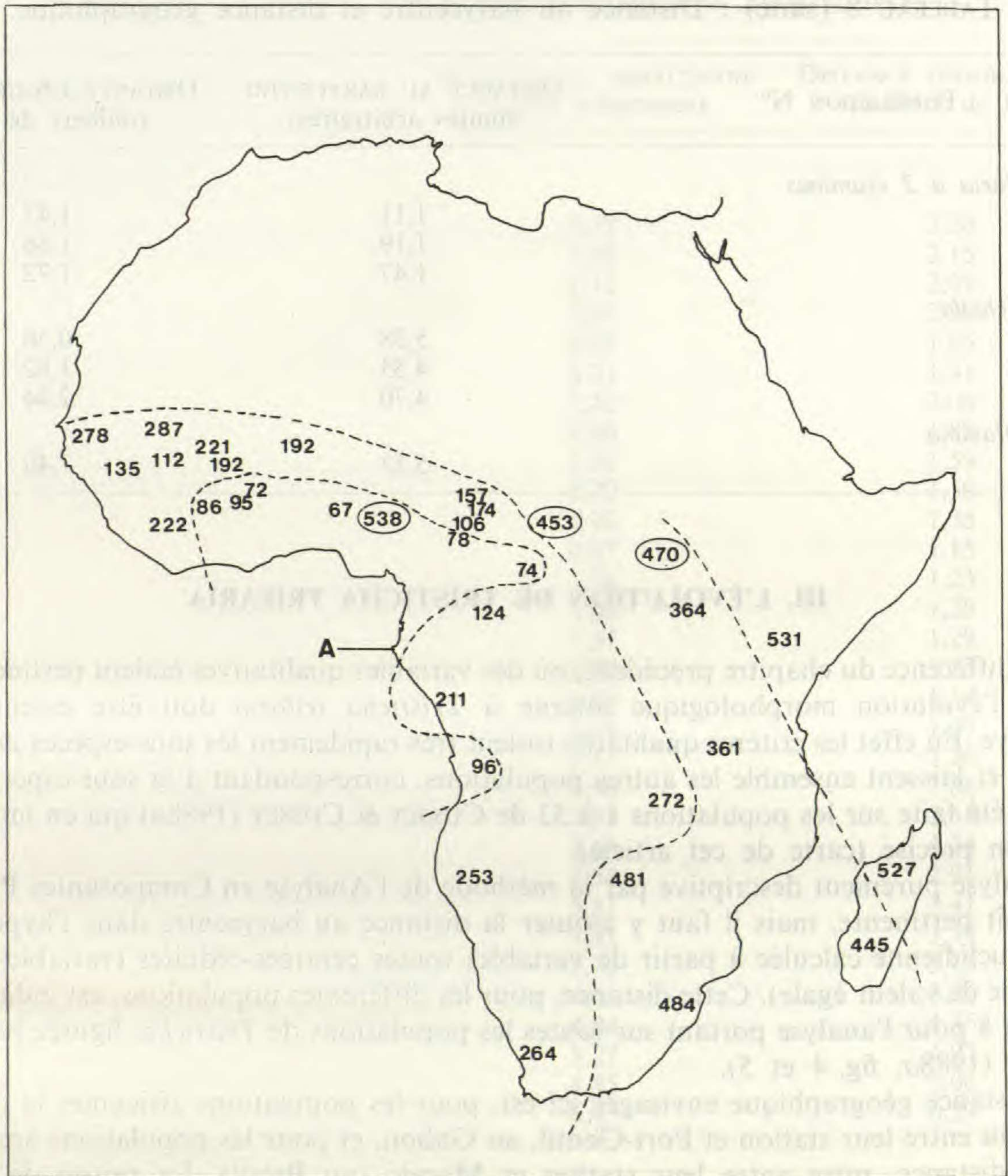


Fig. 8. — Distances au barycentre dans l'hyper-espace des populations africaines de *Tristicha trifaria*, multipliées par 100. Dans les ellipses, subsp. *pulchella*, autrement subsp. *trifaria*. Les tiretés délimitent des isophènes.

points représentatifs par rapport aux axes I et III. Cette comparaison, étendue à l'ensemble des populations de *Tristicha*, entre la distance au barycentre et la position dans l'hyper-espace, prouve que pour l'Afrique comme pour l'Amérique les populations moyennes théoriques représentées par le barycentre correspondent réellement au point de départ de divergences morphologiques selon les différentes directions géographiques. La répartition des populations les moins déviantes de ces points de départ (12, 10, 17, 18, 23 pour l'Afrique et 45, 44 et 49 pour l'Amérique) conduit à penser sans hésitation que les points de départ théoriques seraient aux voisinages des localités A et B des cartes 8 et 9, c'est-à-dire de Port-Gentil et de Maceio.

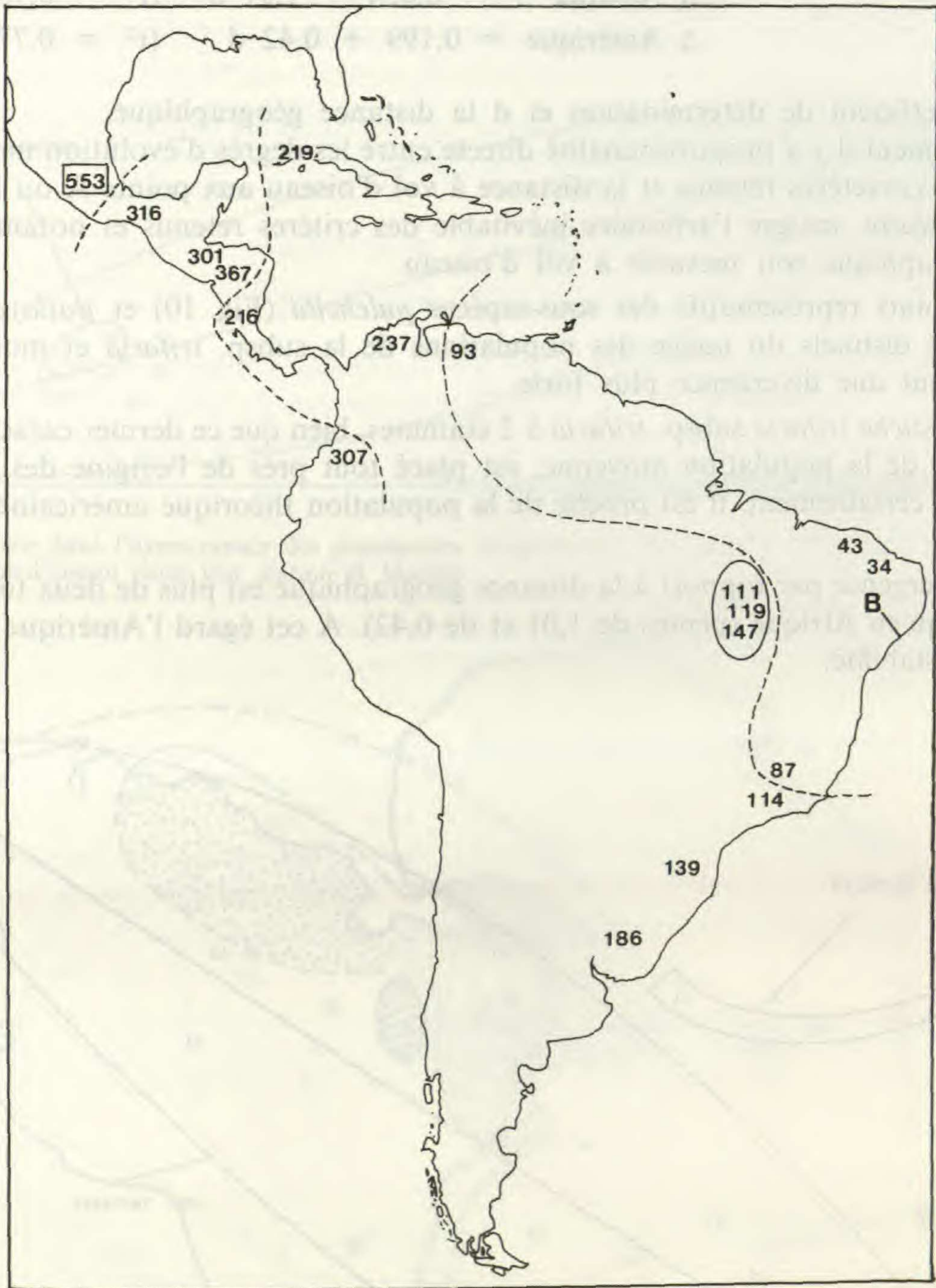


Fig. 9. — Distance au barycentre dans l'hyper-espace des populations américaines de *Tristicha trifaria*. Dans une ellipse, populations à 2 étamines; dans un rectangle (Mexique) subsp. *tlatlayana*; autrement, subsp. *trifaria*.

En reportant sur un graphique la distance au barycentre, qui traduit le degré d'évolution morphologique, par rapport à la distance à ces localités A ou B, on obtient les figures 10 et 11. Elles montrent plusieurs faits remarquables :

— Dans les deux cas, les points représentatifs de la sous-espèce *trifaria* sont sensiblement disposés à l'intérieur d'ellipses très allongées. Un lissage par la méthode des moindres carrés (régression linéaire) donne :

$$\Delta \text{ Afrique} = - 0,034 + 1,01 d \quad (r^2 = 0,762)$$

$$\Delta \text{ Amérique} = 0,199 + 0,42 d \quad (r^2 = 0,771)$$

$r^2$  étant le coefficient de détermination et  $d$  la distance géographique.

Non seulement il y a proportionnalité directe entre les degrés d'évolution morphologique estimés sur les caractères retenus et la distance à vol d'oiseau aux points A ou B, mais cette relation est linéaire, malgré l'arbitraire inévitable des critères retenus et notamment que la distance géographique soit mesurée à vol d'oiseau.

— Les points représentatifs des sous-espèces *pulchella* (Fig. 10) et *tlatlayana* (Fig. 11) sont nettement distincts du nuage des populations de la subsp. *trifaria* et montrent même quantitativement une divergence plus forte.

— Le *Tristicha trifaria* subsp. *trifaria* à 2 étamines, bien que ce dernier caractère l'éloigne artificiellement de la population moyenne, est placé tout près de l'origine des coordonnées (Fig. 11). Très certainement, il est proche de la population théorique américaine n'ayant pas divergé.

— La divergence par rapport à la distance géographique est plus de deux fois plus faible en Amérique qu'en Afrique (pentes de 1,01 et de 0,42). A cet égard l'Amérique se comporte avec plus de stabilité.

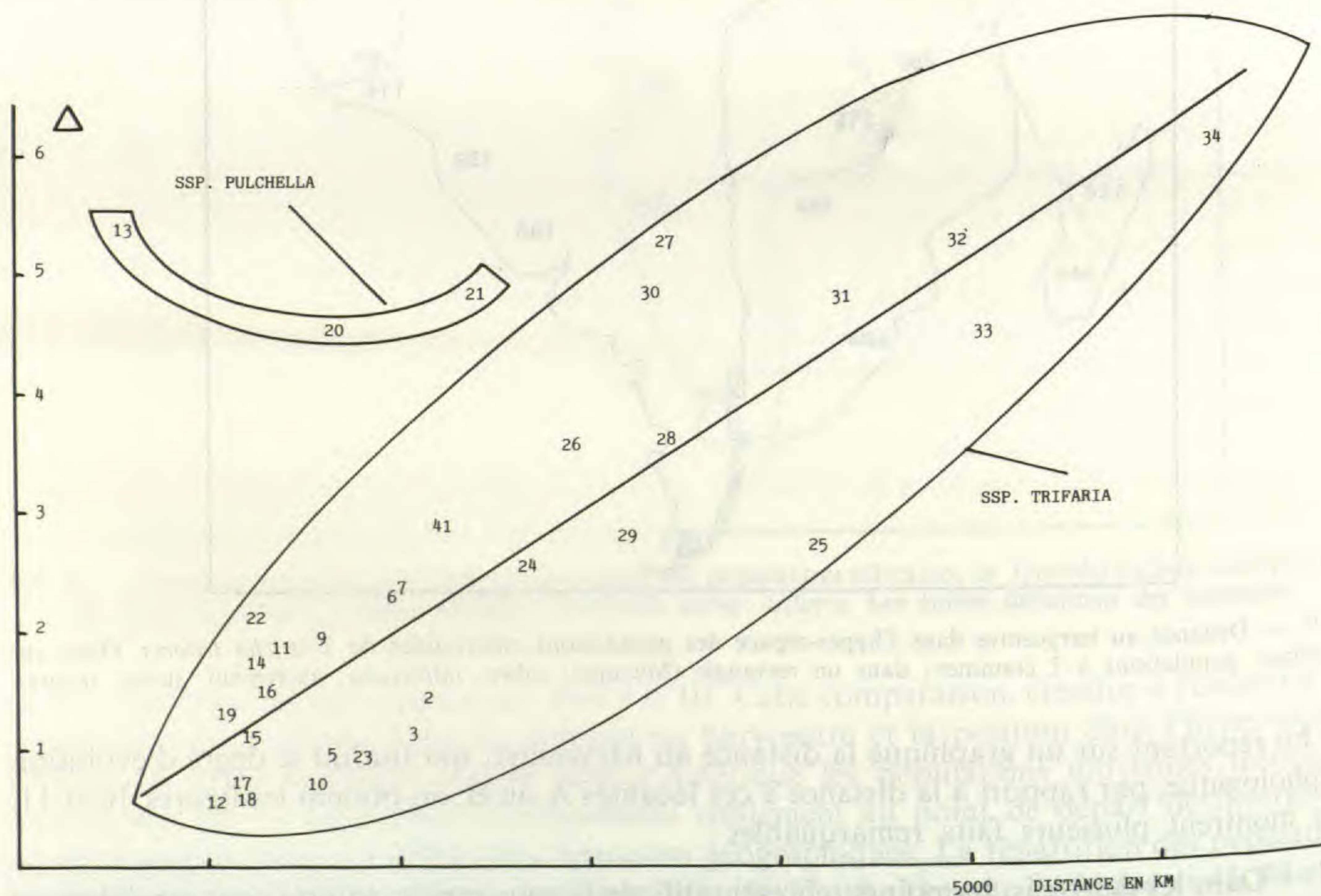


Fig. 10. — Distance dans l'hyper-espace des populations désignées par leur numéro (Tableau 8) par rapport à la distance à vol d'oiseau entre leur station et Port-Gentil.

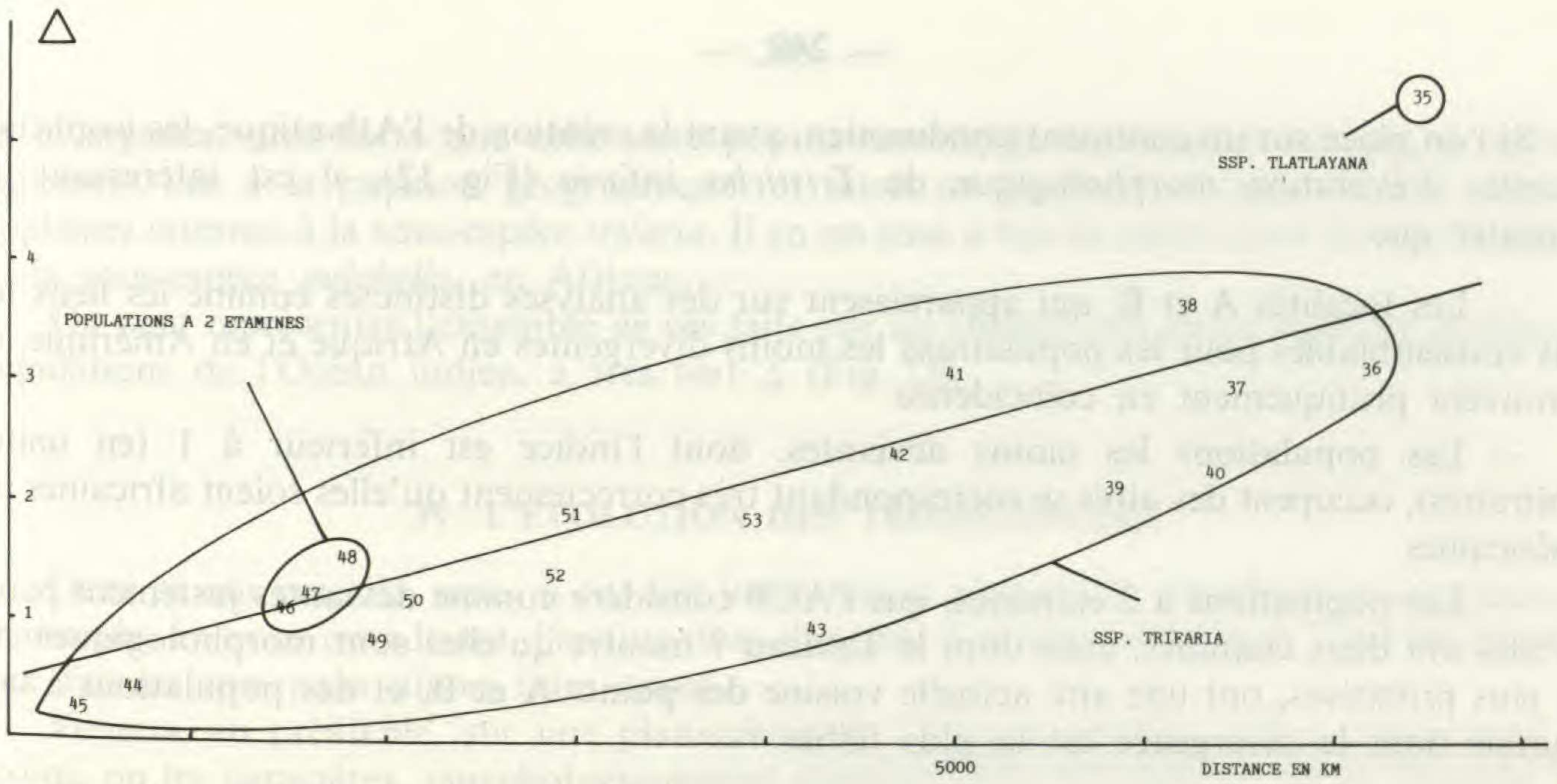


Fig. 11. — Distance dans l'hyper-espace des populations désignées par leur numéro (Tableau 8) par rapport à la distance à vol d'oiseau entre leur station et Maceio.

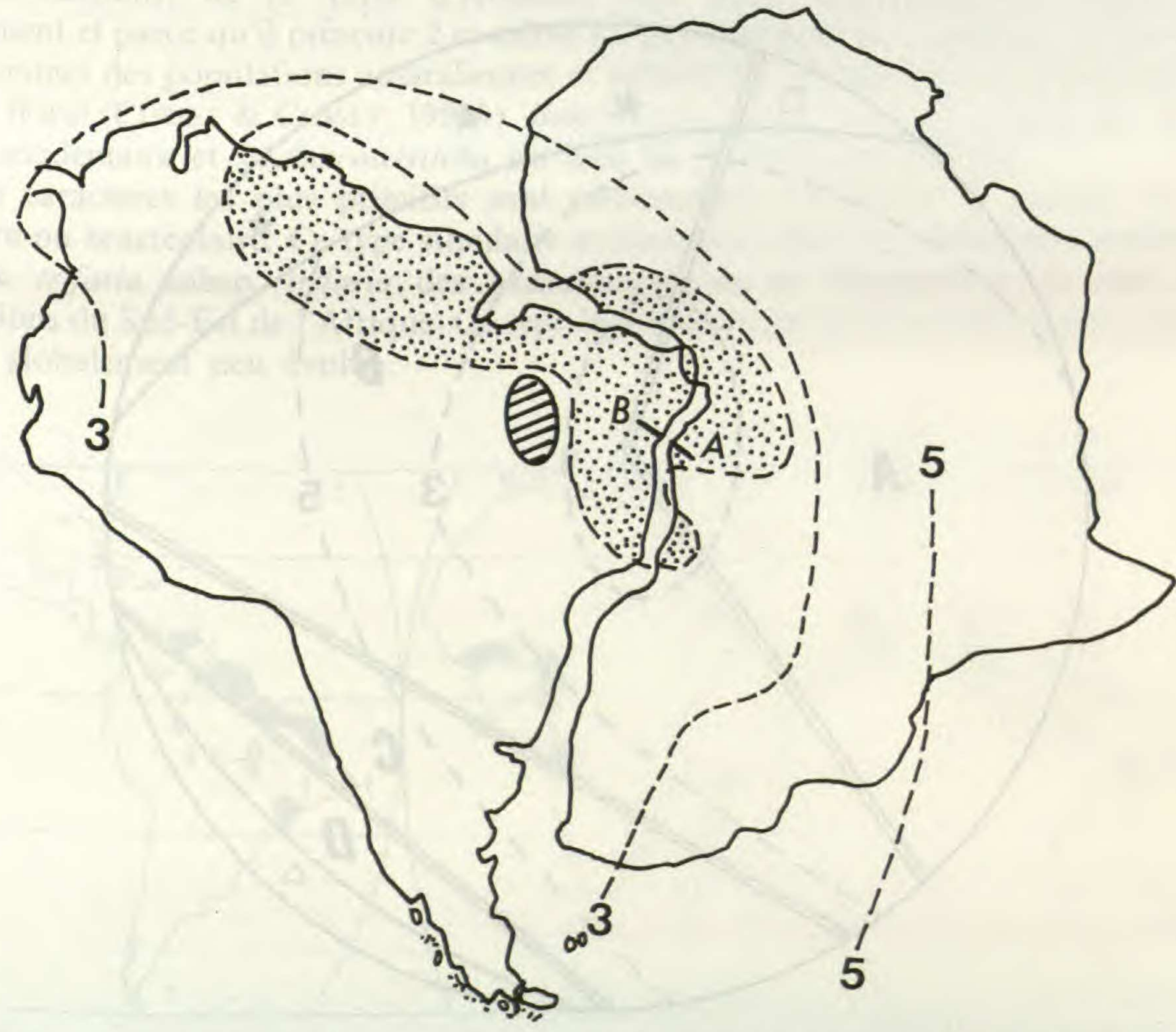


Fig. 12. — Isophènes actuelles de divergence morphologique des *Tristicha trifaria* subsp. *trifaria* reportées sur un schéma du Ouest-Gondwana. La surface pointillée indique une divergence inférieure à 1 et l'ellipse hachurée l'aire des populations à 2 étamines.

Si l'on place sur un continent gondwanien, avant la création de l'Atlantique, les isophènes actuelles d'évolution morphologique de *Tristicha trifaria* (Fig. 12), il est intéressant de constater que :

— Les localités A et B, qui apparaissent sur des analyses distinctes comme les lieux les plus vraisemblables pour les populations les moins divergentes en Afrique et en Amérique, se retrouvent pratiquement en coïncidence.

— Les populations les moins déviantes, dont l'indice est inférieur à 1 (en unités arbitraires), occupent des aires se correspondant très correctement qu'elles soient africaines ou américaines.

— Les populations à 2 étamines, que l'ACP considère comme déviantes justement parce qu'elles ont deux étamines, mais dont le Tableau 7 montre qu'elles sont morphologiquement les plus primitives, ont une aire actuelle voisine des points A et B, et des populations à une étamine dont la divergence est la plus faible.

Par ailleurs la sous-espèce *tlatlayana*, beaucoup plus évoluée morphologiquement (Tableau 7), est à l'extrême limite Nord (Mexique) des populations américaines de *Tristicha*.

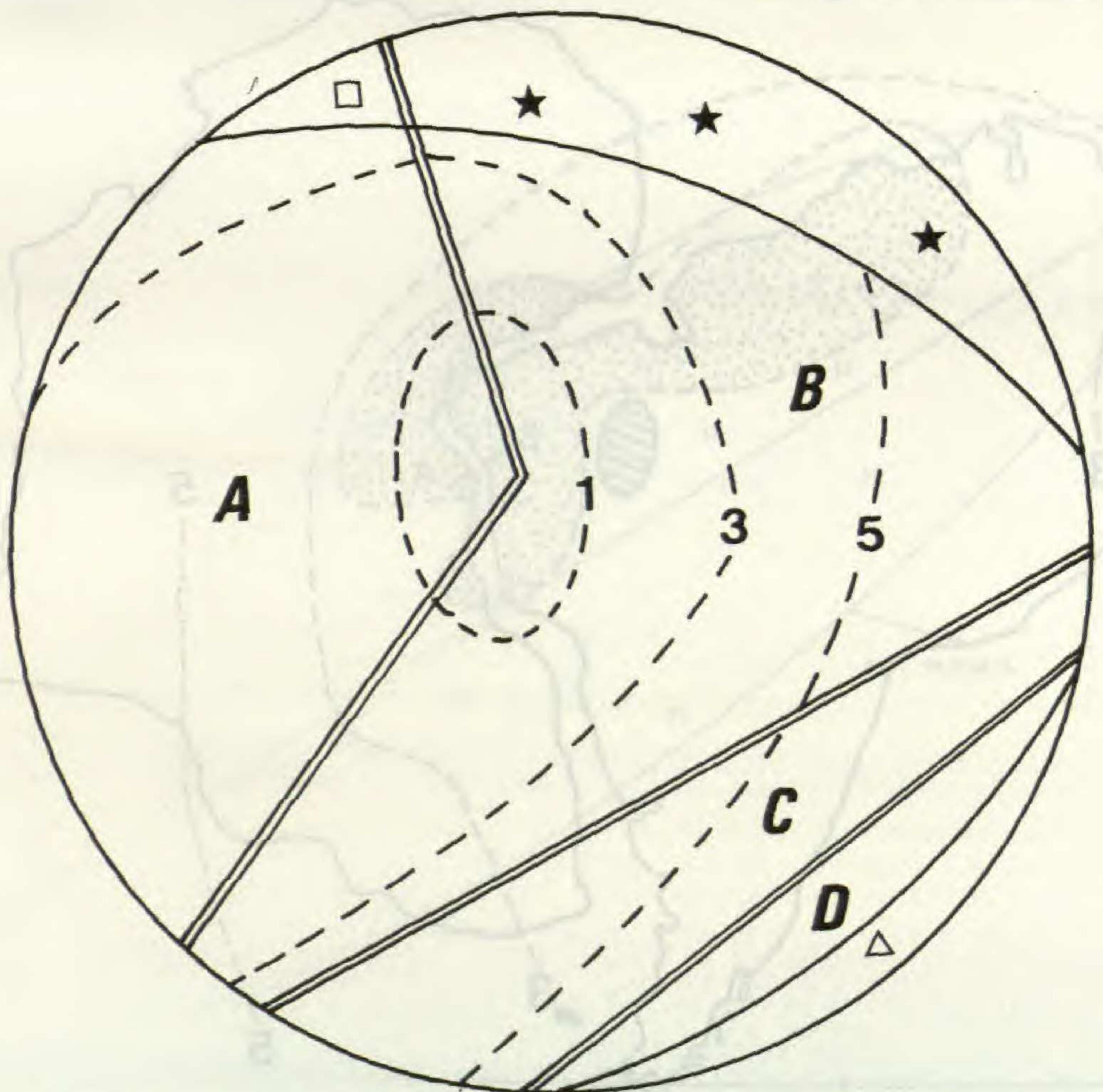


Fig. 13. — Schéma de la divergence morphologique dans le genre *Tristicha*. Les tiretés indiquent les isophènes de divergence; les étoiles la subsp. *pulchella*; le carré la subsp. *tlatlayana*; le triangle *Tristicha australis*. A = Amérique du Sud, B = Afrique, C = Madagascar + Mascareignes, D = Australie.



Sa divergence, plus forte que celle intra-populations de la sous-espèce *trifaria*, se montre également liée à la position géographique, et selon un gradient en plein accord avec les isophènes internes à la sous-espèce *trifaria*. Il en est tout à fait de même pour les représentants de la sous-espèce *pulchella*, en Afrique.

On peut représenter l'ensemble de ces faits par un schéma qui prend aussi en compte les populations de l'Océan indien, à très fort  $\Delta$  (Fig. 15).

#### IV. L'ÉVOLUTION DES TRISTICHACÉES

Dans ce qui précède, nous avons fait intervenir la répartition actuelle et la morphologie des taxons, en nous interdisant d'inclure dans l'analyse le temps géologique. C'est maintenant à ce facteur que nous allons faire appel.

Voyons, au préalable, sur une planisphère de l'époque actuelle, où se rencontrent les taxons, ou les caractères, morphologiquement primitifs (Fig. 14). Pour le genre *Tristicha*, les populations les moins évoluées sont observées dans la pointe Est du Brésil pour le *Tristicha trifaria* subsp. *trifaria* à 1 étamine et dans la Province de Goiás pour celles à 2 étamines. *Tristicha australis*, de la Terre d'Arnhem, doit aussi être considéré comme primitif, globalement et parce qu'il présente 2 et même exceptionnellement 3 étamines. Il faut noter que les 2 étamines des populations australiennes et brésiliennes ne sont pas les mêmes par rapport au plan floral (CUSSET & CUSSET, 1988b). *Indotristicha ramosissima* est endémique du Sud des Ghats occidentaux et *Malaccotristicha* du Sud de la Péninsule malaise.

Les caractères les plus primitifs sont certainement l'existence de ramuli, en position stipulaire ou bractéolaire. Ce type stipulaire se rencontre dans de nombreuses populations de *Tristicha trifaria* subsp. *trifaria* des Mascareignes et de Madagascar, et dans de rares populations du Sud-Est de l'Afrique. Ce type bractéolaire caractérise *Indotristicha ramosissima* qui est globalement peu évolué.

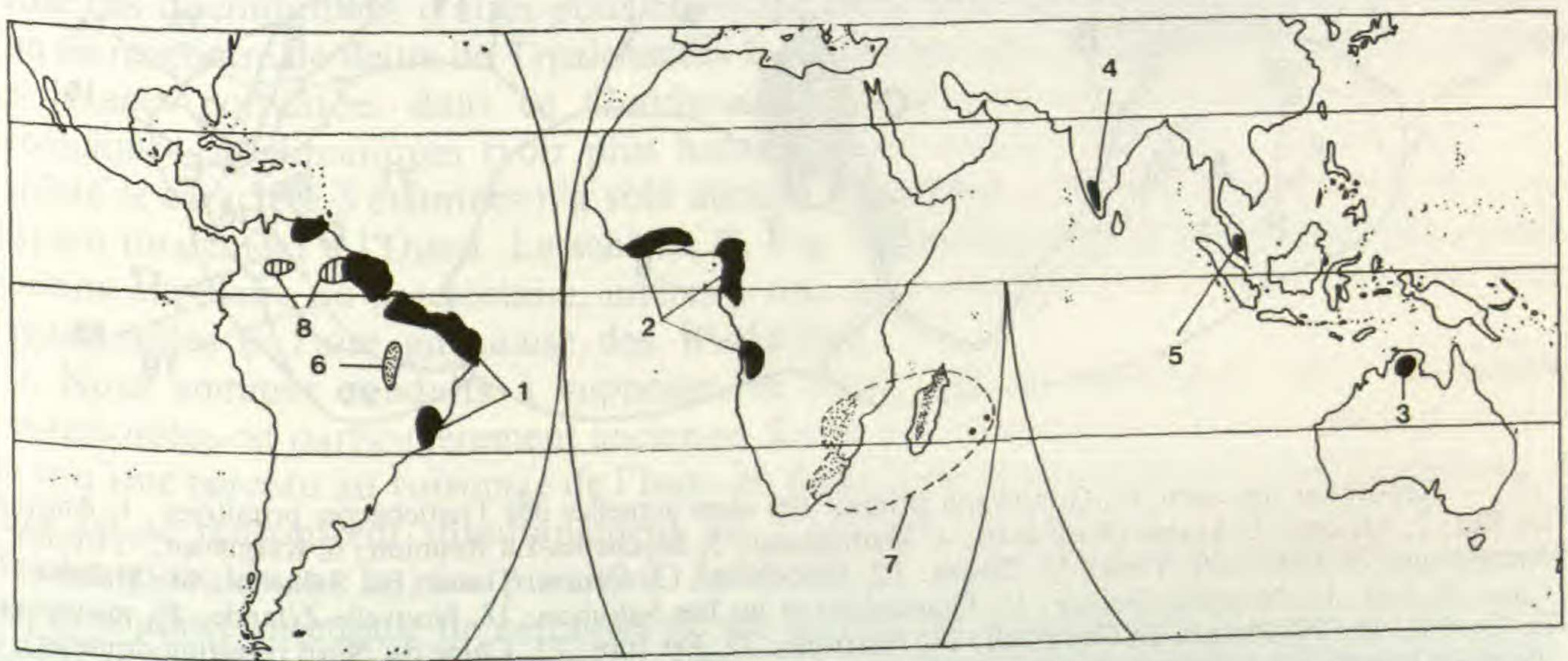


Fig. 14. — Aires actuelles des Tristichacées primitives : 1 et 2, *Tristicha trifaria* subsp. *trifaria*, globalement primitives ; 3, *Tristicha australis* ; 4, *Indotristicha ramosissima* ; 5, *Malaccotristicha malayana* ; 6, *Tristicha trifaria* à 2 étamines ; 7, *Tristicha trifaria* à stipules ramuliformes ; 8, *Weddellina squamulosa*.

La Figure 14 montre une très forte disjonction entre les aires actuelles des populations primitives de Tristichacées, entre continents et même à l'intérieur d'un continent. On remarquera que cette répartition en Amérique du Sud correspond étroitement à ce que CROIZAT (1962) dans sa figure « Rudiments of South American biogeography » considère comme le « old socle », c'est-à-dire les régions à flore primitive.

La Figure 15 est celle du Gondwana avant sa dislocation telle qu'il semble qu'on puisse l'établir maintenant (RIDD, 1971; SMITH & BRIDEN, 1977; HECKEL & WITZKE, 1979; XINGXUE & ZHAOQI, 1982; AUDLEY-CHARLES, 1983; SCOTESE, 1986; DONOVAN, 1987; POWELL & VEEVERS, 1987; ZHAO & COE, 1987) sur laquelle nous avons reporté quelques caractères des Tristichacées, selon leur aire actuelle :

— A est l'aire des *Tristicha trifaria* à 2 étamines, D celle du *Tristicha australis* à 2 ou 3 étamines.

— B correspond aux *T. trifaria* globalement primitifs. On remarque que les aires américaines et africaines sont en coïncidence.

— C est la région où les stipules de *T. trifaria* sont encore à l'état de ramuli (plaques 2, 4 et 5) et où les bractéoles d'*Indotristicha ramosissima* sont ramuliformes (plaque 9). Cet état « ramulus » est sans aucun doute très primitif.

— E figure la présence de *Malaccotristicha*, assez primitif sur certains points (Tableau 7), et F l'aire de *Weddellina*, muni de ramuli, et aussi de branchies, trait original.

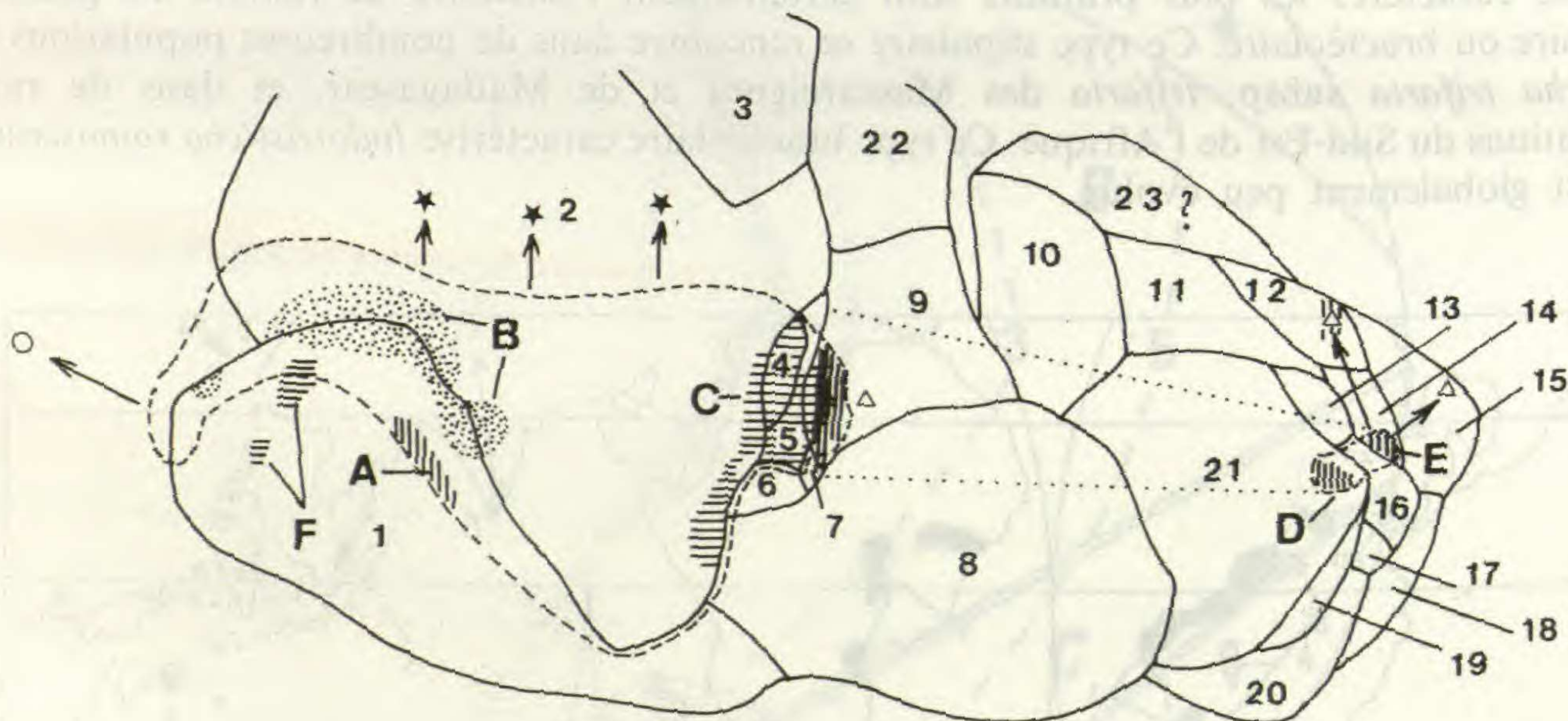


Fig. 15. — Report sur une carte du Gondwana primitif des aires actuelles des Tristichacées primitives : 1, Amérique du Sud ; 2, Afrique ; 3, Arabie-Ouest Iran ; 4, Madagascar ; 5, Seychelles-La Réunion ; 6, Kerguelen ; 7, Ceylan ; 8, Antarctique ; 9, Indes ; 10, Tibet ; 11, Tarim ; 12, Indochine ; 13, Ceram, Timor, Est Sulawesi ; 14, Malaisie ; 15, Chine du Sud ; 16, Nouvelle-Guinée ; 17, Queensland et les Iles Salomon ; 18, Nouvelle-Zélande ; 19, microplaque de Lord Howe ; 20, Plateau de Campbell ; 21, Australie ; 22, Est Iran ; 23, Chine du Nord (position douteuse) ; A, *Tristicha trifaria* à 2 étamines ; B, *T. trifaria* subsp. *trifaria* globalement primitif ; C, *Tristicha* et *Indotristicha* à ramuli ; D, *Tristicha australis* ; E, *Malaccotristicha malayana* ; F, *Weddellina squamulosa*. Les traits horizontaux indiquent la zone où persistent les ramuli, les traits verticaux la zone où les Tristichacées ont 3 étamines, le cercle *Tristicha trifaria* subsp. *tlatlayana*, les étoiles, *T. trifaria* subsp. *pulchella*, les triangles, les *Dalzellia*.

La représentation de ces aires actuelles sur un Gondwana primitif met en évidence des jonctions (B et C) entre aires actuellement disjointes, mais laisse d'importantes discontinuités. L'absence contemporaine de Tristichacées primitives des plaques 6, 8, 10 et 11 s'explique facilement par leur climat actuel beaucoup trop froid, et ne signifie aucunement qu'elles n'y ont jamais existé. On sait que leur structure pratiquement pas lignifiée et leur morphologie évoquant de près algues ou bryophytes ne sont sûrement pas favorables à leur préservation et à leur reconnaissance à l'état fossile. Dans la plaque 21 (Australie), *T. australis* apparaît en position relictuelle dans la seule zone qui ait échappé depuis 20.000 ans à une grande aridité (BARLOW, 1981), à l'exception de la Nouvelle-Guinée.

Cette dernière n'est pas parfaitement connue du point de vue floristique et son socle gondwanien a été recouvert en grande partie par des calcaires, des grès crétacés et affecté par un volcanisme de la série shoshonitique, avec des laves basiques. Toutes ces roches sont défavorables à l'installation et au maintien des Tristichacées (voir plus haut). Il semble que l'on puisse raisonnablement admettre une disparition secondaire de populations de Tristichacées reliant dans un état antérieur les aires A et E de la Fig. 15, de même que les causes actuelles entraînent d'importantes lacunes entre B et C, et à l'Ouest de A.

Même dans cette hypothèse vraisemblable d'une continuité initiale des Tristichacées primitives entre A et E, il subsiste un problème majeur : les 2 critères retenus, nombre d'étamines et présence de ramuli, tous deux de signification certaine, correspondent à des aires très nettement disjointes :

— Il existe 3 étamines dans les genres *Indotristicha*, *Malaccotristicha* et *Dalzellia*, ce dernier avec une espèce très évoluée pour d'autres caractères, et, rarement, dans *Tristicha australis*.

— Les ramuli persistent dans *Indotristicha ramosissima*, dans des *Tristicha* de l'aire C (Fig. 15) et dans *Weddellina* (aire F).

Autrement dit, non seulement il y a discordance géographique entre ces critères, mais il existe des discontinuités d'aires pour chacun d'entre eux. Le schéma A, Fig. 16, indique que l'on ne rencontre de fleurs de Tristichacées à 3 étamines qu'à l'Est de la Dorsale de Carlsberg, les lacunes constatées dans ce Gondwana oriental pouvant s'expliquer par des causes géologiques ou climatiques (voir plus haut). On est conduit à penser que du point de vue évolutif le caractère 3 étamines n'a subi aucune régression à l'Est de cette dorsale alors qu'il a disparu totalement à l'Ouest. Le schéma B, Fig. 16, montre que la persistance des ramuli, en position stipulaire ou bractéolaire, intéresse une zone centrée sur la région malgache pour les Tristichoidées et l'aire guyanaise des *Weddellina*.

Nous sommes conduits à supposer, là aussi, que la séparation entre *Weddellina* et Tristichoidées est particulièrement ancienne. En ce qui concerne les Tristichoidées il est tentant de voir leur berceau au voisinage de l'Inde du Sud-Ouest (avant la fission du Gondwana), seule zone où se rencontrent simultanément les 2 critères essentiels de primitivité, et possédant l'espèce globalement la plus primitive, *Indotristicha ramosissima*. Cette dernière, cependant, par la soudure en cupule de certaines de ses feuilles en un ensemble protecteur du bourgeon floral, et le caractère écaillé de ses stipules, ne peut être acceptée comme l'ancêtre des Tristichoidées, un « *Prototristicha* ».

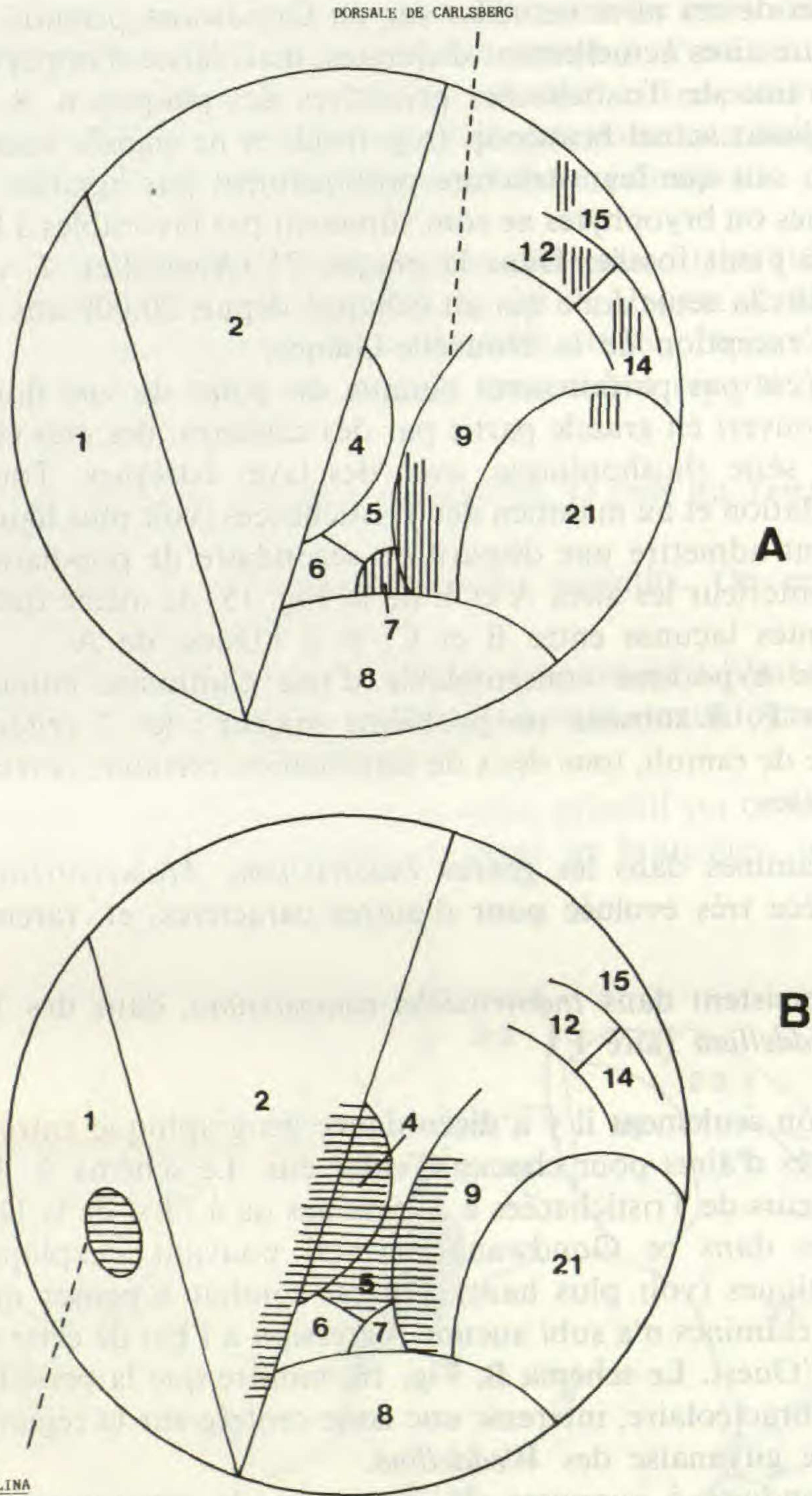


Fig. 16. — Schéma du Gondwana initial avec répartition actuelle des populations munies de ramuli (A) ou à 3 étamines (B). Les numéros suivent la nomenclature de la figure 15.

Il nous est maintenant possible d'orienter le Tableau 7, en plaçant à sa base un *Prototristicha* hypothétique, et en ajoutant deux intermédiaires : X1 au point de divergence entre *Tristicha australis* et *Tristicha trifaria* et X2 indiquant dans les *Tristicha trifaria* le point de dichotomie entre les populations à stipules ramuliformes et celles à stipules en écailles. Ces intermédiaires auraient la morphologie suivante :

X1 : 3 étamines, stipules ramuliformes,  
X2 : 1 étamine, stipules ramuliformes,  
et le *Prototrística* : 3 étamines, stipules et bractéoles ramuliformes.

Deux questions se posent :

— Quelle aurait été l'aire du *Prototrística* hypothétique? Une solution simple serait de lui attribuer une localisation étendue Madagascar-Mascareignes-Inde-Australie, qui serait en accord avec la distribution actuelle reportée sur le Gondwana primitif (Fig. 15), et la lacune médiane des plaques 8, 10, 11 et 21 aurait une explication évidente (voir plus haut). Cependant les traits différents de *Weddellina* qui a conservé des caractères primitifs obligent à repenser cette hypothèse. On ne peut que postuler un ancêtre commun à *Weddellina* et au *Prototrística*. Il apparaît une disjonction géographique actuelle considérable entre ces deux éléments. Trois hypothèses concurrentes peuvent être avancées :

1. L'ancêtre commun aurait existé quelque part dans l'Ouest-Gondwana et c'est sur les marges de son aire que se seraient différenciés les *Weddellina* et *Prototrística*. Il aurait ensuite disparu.

2. Cet ancêtre aurait occupé tout l'Ouest-Gondwana et c'est à l'intérieur de son aire que seraient apparus deux taxons divergents.

3. Il y aurait eu deux créations différentes à partir d'un stock ancestral de plantes terrestres et la famille des Tristichacées serait hétérogène en ce qu'elle regrouperait artificiellement deux phylums. Dans ce cas le statut des Tristichacées serait analogue à celui des Nymphéales qui « represent branches from a common stock that originated very early in the history of the Angiosperms... there was a subsequent early dichotomy into a line leading to the modern *Nelumbonaceae* and a line leading eventually to the others 4 families. The modern members of the order thus represent a series of isolated end-lines » (CRONQUIST, 1981). On ne manquera pas de remarquer que les Nymphéales sont très généralement considérées comme provenant de plantes terrestres s'étant adaptées à la vie des eaux calmes, alors que les *Podostemopsida* sont originaires de plantes terrestres ayant colonisé les eaux très rapides (CUSSET & CUSSET, 1988b). Comme les Nymphéales, les *Podostemopsida* ont des plantules inhabituelles (arhyzie primaire...), comme les Nymphéales, les *Podostemopsida* ont des feuilles de type très particulier. Nous aurons l'occasion de revenir sur ce parallèle.

— La seconde question a trait à l'évolution du *Trística trifaria*. Il y a contradiction apparente entre le fait que les populations globalement les plus primitives (B, Fig. 15) et celles à 2 étamines (A) soient actuellement en Afrique et en Amérique et que les populations ayant conservé des stipules ramuliformes, mais n'ayant qu'une étamine, appartiennent à l'aire C, disjointe. La seule solution cohérente est d'admettre que l'intermédiaire X2 aurait eu une aire s'étendant de A à C (Fig. 15) alors que l'intermédiaire X1 aurait occupé un territoire allant de C à D, ou même de A à D. Aux deux extrémités de l'aire de X2 se seraient différenciés dans des directions divergentes les *Trística* à 2 étamines du Brésil (évolution portant sur l'appareil végétatif) et ceux à stipules en ramuli de la région malgache *sensu lato* (évolution portant surtout sur la fleur).

On remarquera, qu'au moins implicitement, nous avons plusieurs fois supposé une disparition en Afrique de plantes qui y existaient antérieurement. Un tel phénomène semble

maintenant bien avéré pour de nombreux groupes angiospermiens (RAVEN & AXELROD, 1974) et ne pose pas de problèmes particuliers.

D'où proviennent alors les populations africaines de *Tristicha trifaria*? La position des moins évoluées d'entre elles (Fig. 15, B) suggère fortement une reconquête de l'Afrique à partir du Brésil. Les zones concentriques d'évolution morphologique ne peuvent guère être interprétées autrement. Nous pensons de même que les populations de l'Amérique centrale, du Mexique et de Cuba proviennent d'une extension secondaire vers le Nord des *Tristicha* sud-américains, quand l'isthme de l'Amérique centrale a été formé, et par la Chaîne fossile de Caïman ou des transports à grande distance pour Cuba. Quant aux *Tristicha trifaria* à stipules ramuliformes que l'on rencontre dans le Sud-Est de l'Afrique, il est vraisemblable que ces populations proviennent de diaspores originaires de la région malgache, secondaires, encore qu'on pourrait envisager qu'elles ont gardé localement leurs caractères d'avant la création du Canal de Mozambique, avec une aire initialement continue.

## V. CONCLUSION

Ce qui précède nous amène à penser que l'évolution des Tristichacées a été assez complexe. A titre hypothétique, nous pensons pouvoir proposer la séquence suivante d'événements (Fig. 17, A à F) :

a) Existence d'un groupe gondwanien de plantes terrestres, ancêtres communs des Tristichacées (et probablement des Podostémacées), éventuellement voisin de celui qui a donné naissance aux Nymphéales; ces plantes auraient pu avoir comme aire, soit une vaste partie du Gondwana (avec différenciation ultérieure sympatrique?), soit être aux confins entre les actuelles Amérique du Sud et Afrique, ainsi que le supposent RETALLACK & DILCHER (1981) pour les Angiospermes en général.

b) Différenciation de 2 lignées bien différentes sur certains points, les Weddellinoidées sur le bouclier guyanais, et les Tristichoidées dans la région malgache *sensu latissimo*.

c) Extension du genre hypothétique *Prototristicha* dans une large partie du Gondwana alors que le prototype des Weddellinoidées ne s'éloignait apparemment pas du Massif des Guyanes. Ces dernières sont actuellement représentées par le seul *Weddellina squamulosa*, mais il n'est pas impossible, d'un point de vue morphologique, de considérer qu'elles pourraient aussi comprendre, du point de vue phylogénique, des genres taxinomiquement rangés dans les Podostémacées. Seule une étude particulière poussée des Podostémacées d'Amérique du Sud pourra permettre de répondre à cette question.

Au sein de *Prototristicha* séparation en 2 groupes. A l'Est, persistance de *Prototristicha* sous une forme non modifiée quant à ses caractères principaux, mais à l'Ouest, en Amérique (+ Afrique?) perte des ramuli et passage de 3 à 2 ou 1 étamine. Nous appellerons *Prototristicha B* cet intermédiaire indispensable. La séparation en deux de *Prototristicha* est évidemment à mettre en relation avec la création de l'Océan Indien, bien antérieure à celle de l'Atlantique.

d) Après le début de fragmentation du Gondwana initial, sur des plaques séparées (allopatrie), ou avant (en sympatrie?), plusieurs évolutions divergent à partir de *Prototrística*, de façon probablement non simultanée, mais non datable, même relativement :

1. Dans l'extrémité orientale du Gondwana, passage des bractéoles ramuliformes aux bractéoles écailleuses, perte des stipules et conservation jusqu'à nos jours de 3 étamines, leur réduction à 2 n'étant pas achevée (*Trística australis*).

2. Sur la plaque indienne, conservation des bractéoles ramuliformes et de 3 étamines, mais passage des stipules à l'état écailleux (*Indotrística ramosissima*).

3. Dans les micro-plaques Seychelles-La Réunion et Madagascar, et peut-être dans la partie voisine de la plaque africaine (si cette évolution est antérieure à la formation du Canal du Mozambique, à la fin du Crétacé), passage des bractéoles à l'état écailleux et de 3 à 1 étamine.

4. Le genre *Malaccotrística* ne peut provenir directement de *Trística* de type *australis* qui n'ont plus de stipules, ni des *Indotrística* actuels dont certaines feuilles sont jointes en cupules protectrices. On ne peut que le faire provenir plus ou moins directement de *Prototrística*, en une évolution propre à la petite plaque de Malaisie.

e) Disparition de nombreuses populations de Tristicoidées, et peut-être de taxons dont nous ne savons actuellement rien, à la suite du refroidissement marqué du climat de certaines plaques qui migrent vers le Nord ou vers le Sud, comme par exemple la micro-plaque des Kerguelen.

f) Disparition, peut-être plus tardive que dans le cas précédent (et en plusieurs étapes chronologiques?) de populations africaines, de la quasi-totalité des populations australiennes et de populations sud-américaines à cause de phases arides ou de transgressions marines épicontinentales, phénomènes internes à chaque plaque, et éventuellement de périodes froides.

g) A partir des ensembles disjoints ainsi créés, évolution en de nouveaux taxons :

1. Dans le Deccan, évolution au sein d'*Indotrística* par perte des bractéoles ramuliformes (*I. tirunelveliana*).

2. Apparition des taxons regroupés dans le genre *Dalzellia*. On peut bien concevoir comment *D. sessilis* en Chine, et l'ensemble *D. carinata* + *D. diversifolia* en Indochine proviennent plus ou moins directement de *Prototrística*.

3. Par contre la formation de *Dalziella ceylanica* (Sri Lanka et Deccan actuels) est plus énigmatique. Sa fleur est indubitablement celle d'un *Dalzellia* mais son appareil végétatif est extrêmement particulier et n'a aucun analogue dans les Angiospermes. Deux hypothèses peuvent être faites :

— il provient d'un « *Protodalzellia* », comme les autres *Dalzellia*, peut-être à la suite d'une spéciation quantique (GRANT, 1963) affectant le stade jeune plantule (CUSSET & CUSSET, 1988b). Dans ce cas il conviendrait d'expliquer son absence actuelle dans les territoires entre Deccan et Indochine, ce que justifient en partie les causes actuelles, et la possibilité, à ne pas exclure, de son apparition au Sri Lanka;

— il provient directement de *Prototrística*, et le genre taxinomique *Dalzellia* réunirait en fait deux phylums différents.

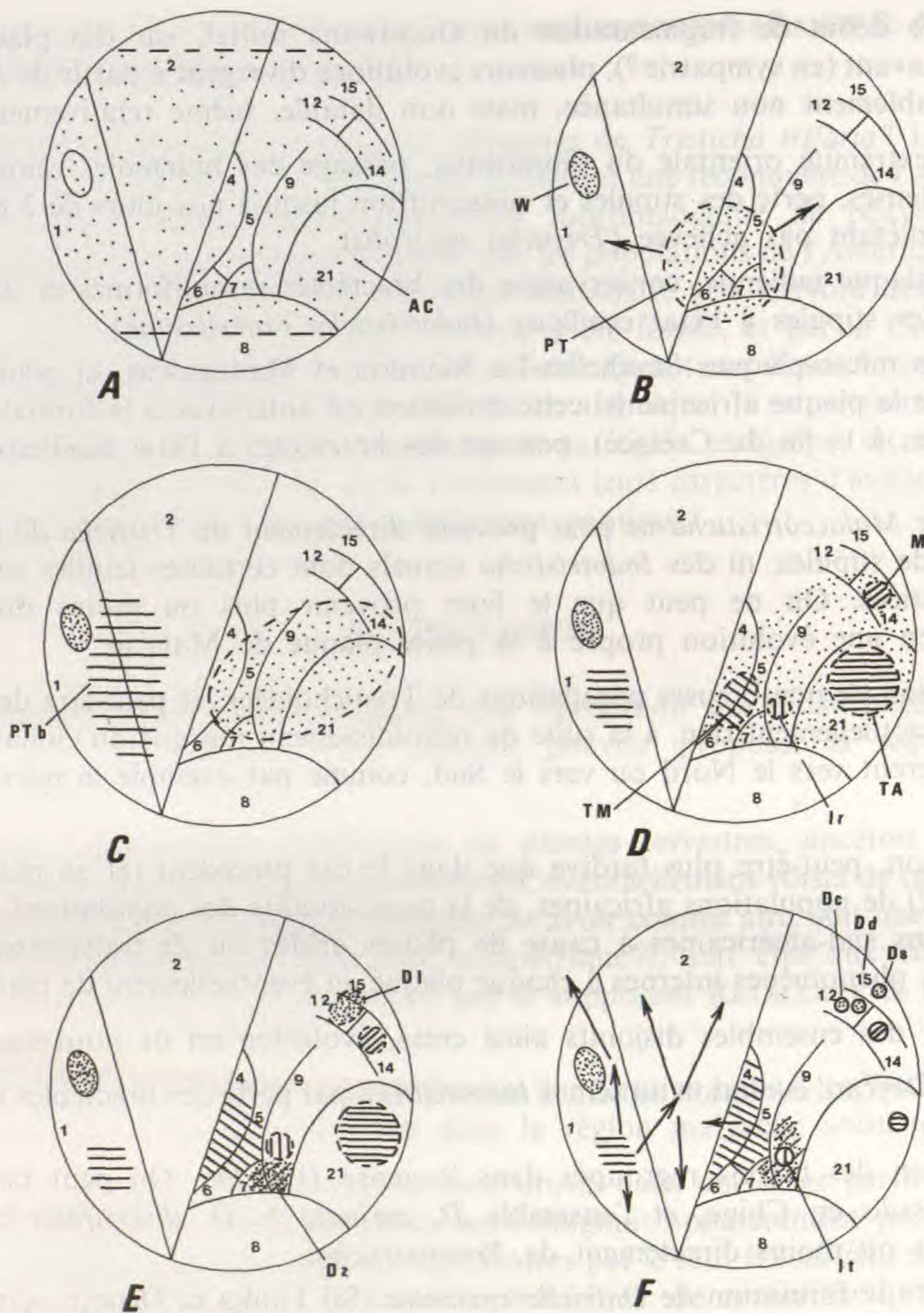


Fig. 17. — Evolution possible des Tristichacées reportée sur un Gondwana très schématisé. Les schémas A à F désignent des stades chronologiques successifs. AC = ancêtre commun; Dc, *Dalzellia carinata*; Dd, *Dalzellia diversifolia*; DI, *Dalzellia indochinoensis*; Ds, *Dalzellia sessilis*; Dz, *Dalzellia ceylanica*; Ir, *Indotristicha ramosissima*; It, *Indotristicha tirunelveliana*; M, *Malaccotristicha malayana*; PT, *Prototristicha*; PTb, *Prototristicha B*; TM, *Tristicha trifaria* à stipules ramuliformes; W, *Weddellina squamulosa*. Explication dans le texte.

Nous ne nous sentons pas autorisés à choisir entre ces deux hypothèses.

h) Recolonisation à partir du « réservoir de Goiás » par des *Tristicha trifaria* à 2 étamines, provenant de *Prototristicha B* ou même étant le *Prototristicha B* sous sa forme actuelle, en directions Est (côtes brésiliennes et Afrique), Sud (vers l'Argentine) et Nord (vers le Vénézuéla).



i) Après l'établissement de l'Isthme d'Amérique centrale, au moins sous forme d'îles, conquête vers le Nord, jusqu'au Mexique, et en direction des Antilles par la Chaîne fossile de Caïman ou des transports à grande distance (oiseaux migrateurs), extension de *Tristicha trifaria* subsp. *trifaria*.

j) Relativement tardivement, et peut-être à une époque historique :

1. Différenciation de la sous-espèce *tlatlayana* en position marginale nord, au Mexique.
2. Apparition de la sous-espèce *pulchella* dans la zone sub-sahélienne.
3. Séparation en Indochine des taxons voisins *Dalzellia carinata* et *D. diversifolia*.
4. Eventuellement, transport de certains *Tristicha trifaria* subsp. *trifaria* à stipules ramuliformes, de Madagascar vers le Sud-Est africain.

Est-il possible de dater ces événements ? Le repère le plus fiable dont nous disposons est celui de la phase h, la phase g pouvant en être contemporaine, lui succéder ou la précéder. Cela revient à se demander comment s'est effectué le repeuplement de l'Afrique par *Tristicha trifaria* subsp. *trifaria* à stipules écailleuses. Les hypothèses possibles sont les suivantes :

α) Transport à grande distance entre continents bien séparés

α<sup>1</sup>) s'étant produit plusieurs fois

α<sup>2</sup>) en 2 fois, l'une en direction du Gabon actuel et l'autre en direction de l'Afrique de l'Ouest

α<sup>3</sup>) en une seule fois, en direction du Gabon, avec une extension secondaire vers l'Afrique de l'Ouest.

β) Reconquête alors que l'Amérique du Sud et l'Afrique n'étaient pas encore séparées, ou restaient proches l'une de l'autre sans que cette hypothèse implique l'idée d'un pont tel que celui postulé par WENT (1928) : « die Verbreitung der Podostemonaceen von Amerika aus über Afrika nach Asien stattgefunden hatt, früher eine Landverbindung zwischen diesen Weltteilen besfanden haben muss ».

La structure quantitative en auréoles concentriques (Fig. 13) nous paraît exclure les possibilités α<sup>1</sup> et α<sup>2</sup>. Dans l'hypothèse α<sup>3</sup>, il est difficilement compréhensible que les populations de la zone Gabon-Cameroun aient réussi à envoyer des « filles » vers le Bénin ou le Mali, sans pouvoir le faire pour le Plateau de Jos, plus proche et écologiquement favorable (Fig. 7). Nous retiendrons l'hypothèse β d'autant plus que la répartition des populations, relativement et quantitativement, primitives de cette sous-espèce ne s'y oppose nullement (Fig. 12). Dans ce choix nous sommes en accord avec SCHNELL, pourtant en général ferme partisan de transports par les oiseaux aquatiques : « la Biogéographie de la famille avec une aire très vaste (où les transports à grande distance ne semblent pas avoir pu intervenir)... semble bien constituer un argument de valeur en faveur de l'ancienneté de cette famille — dont la mise en place se serait faite lors de l'extension des flores angiospermiennes au Crétacé, si ce n'est plus tôt encore » (SCHNELL, 1969).

Dans l'hypothèse retenue, la lacune du Plateau de Jos peut très simplement s'expliquer par l'existence du « Golfe de la Bénoué » qui a persisté jusqu'à l'Oligocène, séparant les boucliers africain et du Niger, en ne laissant émergé que le Hoggar. Quant à l'ouverture de l'Atlantique, il est daté, selon les auteurs, du début ou du milieu du Crétacé. Cette hypothèse implique que la reconquête de l'Afrique par *Tristicha trifaria* subsp. *trifaria* à une étamine est ante-oligocène, peut-être Crétacé supérieur.

Les phases b, c, d, e, f (et g ?) se seraient alors déroulées entre l'Aptien au plus tard et le Danien, c'est-à-dire sur quelques 45 millions d'années, ce qui paraît amplement suffisant. Cette chronologie est en accord avec les données paléobotaniques pour les Angiospermes en général (FRIIS & CREPET, 1987).

L'analyse précédente montre trois faits importants :

— La diversification initiale des Tristichacées, et à plus forte raison leur origine, remonte très probablement aux premiers temps des Angiospermes. Sur ce point, l'analyse de leur distribution dans l'espace et le temps est en accord avec les indications morphologiques (CUSSET & CUSSET, 1988b).

— On observe à l'heure actuelle des « patterns » dont tout laisse penser qu'ils ont une haute antiquité. Cette véritable stase dans l'évolution de populations est certainement due à leur isolement reproductif pour des raisons écologiques (floraisons non concomitantes, discontinuités obligatoires entre les stations), à leur milieu très stable et à leur grand pouvoir de reproduction végétative, chaque fragment d'un bras protocormial desséché donnant naissance à de nouveaux individus dès que l'eau revient.

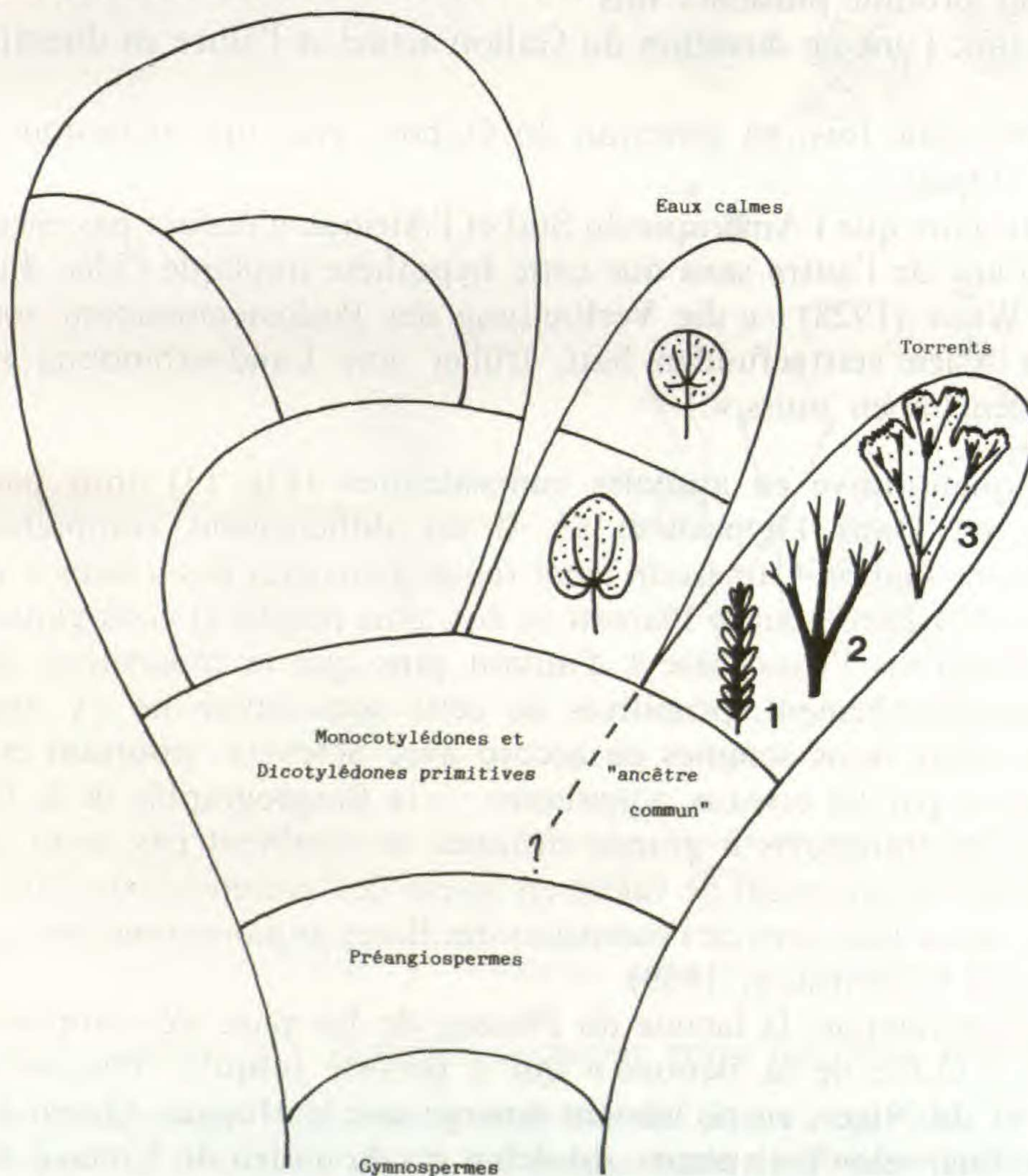


Fig. 18. — Emplacement des *Podostemopsida* dans le Modèle de DOYLE & HICKEY (1976) : 1, ramulus; 2, feuille pseudo-dichotome en lanières du type *Ledermanniella*; 3, feuille à épines axillaires de nervures du type *Mourera*.

— Les possibilités d'évolution n'ont cependant pas totalement cessé. En font foi les sous-espèces *pulchella* et *tlatlayana* et la dichotomie, en deux espèces voisines, des *Dalzellia* d'Indochine. Cette évolution actuelle est péripatrique (MAYR, 1982), mais on rencontre aussi en position marginale de l'aire générale des Tristichacées des espèces ou des populations indubitablement paléo-endémiques (*Tristicha australis*, *Tristicha trifaria* subsp. *trifaria* à 2 étamines).

Si l'on se réfère au Modèle de DOYLE & HICKEY (1976), sur l'« ecological-adaptative evolution of the angiosperms », les Tristichacées, et de façon plus générale les *Podostemopsida*, s'insèrent très bien dans le schéma proposé :

— il est vraisemblable que leurs ancêtres terrestres étaient des « riparian weeds » comme le montrent l'existence de stomates, leur fleur typiquement aérienne (WILLIS, 1915) et leur habitat actuel pouvant être aérien (individus marginaux des populations);

— leur type foliaire est au moins aussi particulier que celui des Nymphéales, avec la persistance de ramuli, et dans la famille des Podostémacées, de feuilles à lobes axillaires de nervures non pris dans le plan du limbe, qui existent aussi dans des Nymphéales (CUSSET, 1969). On remarquera que ces particularités, et spécialement l'existence d'espèces n'ayant que des ramuli physionomiquement analogues aux pousses de Mousses et d'Hépatiques rendent particulièrement difficile leur reconnaissance à l'état fossile, même au cas où elles auraient pu se fossiliser. Pour des échantillons actuels, les confusions ne sont pas rares entre Tristichacées et Hépatiques à feuillettes (CUSSET & CUSSET, 1988a, *rejicienda*);

— leur habitat est original pour les Angiospermes et elles n'y ont aucun concurrent véritable, sauf quelques Bryophytes;

— leurs caractères morphologiques, anatomiques et physiologiques en font un groupe parallèle aux Monocotylédones et aux Dicotylédones primitives (CUSSET & CUSSET, 1988b).

Nous complétons donc, dans la figure 18, le modèle de DOYLE & HICKEY pour placer les Tristichacées et plus généralement les *Podostemopsida*.

#### BIBLIOGRAPHIE CITÉE

- ARBER, A., 1920. — *Water plants*. Reprint 1963. Cramer, Weinheim, 436 p.
- ASTON, H. I., 1973. — *Aquatic plants of Australia*. Melbourne Univ. Press, 368 p.
- AUDLEY-CHARLES, M. G., 1983. — Reconstruction of eastern Gondwanaland. *Nature* 306 : 48-50.
- BARLOW, B. A., 1981. — The Australian flora : its origin and evolution. In : *Flora of Australia*, vol. 1 : 25-75.
- BASSETT-MAGUIRE, P., 1970. — On the flora of the Guayana Highlands. *Biotropica* 2 : 85-100.
- CHADEFAUD, M., 1949. — Le sporophyte des plantes supérieures. *Rev. scient.* 3302 : 89-112.
- CHADEFAUD, M., 1968. — La morphologie des végétaux inférieurs : données fondamentales et problèmes. *Soc. Bot. France, Mém.* 115 : 5-41.
- CRAWFORD, A. R., 1974. — A greater Gondwanaland. *Science* 184 : 1179-1181.
- CROIZAT, L., 1962. — *Space, time, Form : the biological Synthesis*. Croizat, Caracas, 881 p.

- CRONQUIST, A., 1968. — *The evolution and classification of flowering plants*. Riverside Stud. Biol., New York, 384 p.
- CRONQUIST, A., 1981. — *An integrated system of classification of flowering plants*. Columbia Univ. Press, New York, 1262 p.
- CUSSET, G., 1969. — Remarques sur des feuilles de Dicotylédones. *Boissiera* 16 : 1-210.
- CUSSET, C. & CUSSET, G., 1988a. — Etudes sur les Podostemales. 9. Délimitations taxinomiques dans les Tristichaceae. *Bull. Mus. Natn. Hist. Nat., Paris*, 4<sup>e</sup> sér., sect. B, *Adansonia*, 10 : 149-177.
- CUSSET, G. & CUSSET, C., 1988b. — Etudes sur les Podostemales. 10. Structures florales et végétatives des Tristichaceae. *Ibid.* : 179-218.
- DECANDOLLE, Alph., 1840. — *Géographie botanique raisonnée ou exposition des faits principaux et des lois concernant la distribution géographique des plantes de l'époque actuelle*. Victor Masson, Paris, 2 vol.
- DONOVAN, S. K., 1987. — The fit of the continents in the late Precambrian. *Nature* 327 : 139-141.
- DOYLE, J. A. & HICKEY, L. J., 1976. — Pollen and leaves from the mid-cretaceous Potomac Group. In : *Origin and early evolution of Angiosperms*, C. B. BECK éd., Columbia Univ. Press, New York : 139-206.
- DRANSFIELD, J. & WHITMORE, T. C., 1970. — A Podostemaceae new to Malaya : *Indotristicha malayana*. *Blumea* 18 : 152-155.
- ENGLER, A., 1930. — Reihe Podostemonales. In : *Die natürlichen Pflanzenfamilien*, éd. 2, ENGLER & PRANTL éd., 18a : 1-68 et 483-484.
- EXELL, A. W., 1960. — History of botanical collecting in the Flora zambesiaca area. *Flora Zambesiaca* 1 : 23-34.
- FRIIS, E. M. & CREPET, W. L., 1987. — Time of appearance of floral features. In : *The origin of Angiosperms and their biological consequences*, FRIIS, CHALONER & CRANE éd., Cambridge Univ. Press, Cambridge : 145-180.
- GOOD, R., 1964. — *The Geography of the flowering plants*. 3<sup>e</sup> éd., Longmans, London, 518 p.
- GRANT, V., 1963. — *The Origin of adaptations*. Columbia Univ. Press, New York.
- HECKEL, P. H. & WITZKE, B. J., 1979. — Devonian world palaeogeography. In : *The devonian System*, HOUSE, SCRUTTON & BASSETT éd., *Special Pap. Palaeontol.* 23 : 99-123.
- HICKEY, L. J. & DOYLE, J. A., 1977. — Early cretaceous fossil evidence for angiosperm evolution. *Bot. Rev.* 43 : 1-104.
- HORN AF RANTZIEN, H., 1950. — Tristicha, Najas and Sirodotia in Liberia. *Medd. Göteb. Bot. Trädg.* 18 : 185-197.
- HORN AF RANTZIEN, H., 1951. — Certain aquatic plants collected by Dr. J. J. Baldwin in Liberia and Gold Coast. *Bot. Notis.* 4 : 368-398.
- HURLEY, P. M., 1972. — The confirmation of continental drift. In : *Continents Adrift*, WILSON éd., Freeman, San Francisco : 56-67.
- JAYARAM, K. C., 1974. — Ecology and distribution of fresh-water fishes, amphibians and reptiles. In : *Ecology and Biogeography in India*, MANI, M. S. éd., Junk, The Hague : 517-584.
- KUPRIANOVA, L. A., 1969. — On the evolutionary levels in the morphology of pollen grains and spores. *Pollen et Spores* 11 : 333-351.
- LEVIN, D. A., 1971. — The origin of reproductive isolating mechanisms in flowering plants. *Taxon* 20 : 91-113.
- MARKOVA, O. L., 1974. — Run off. In : *World water-balance and water resources of the Earth*, UNESCO, Paris : 139-144.
- MATTICK, F., 1964. — Uebersicht über die Florenreiche und Florengebiete. In : *Engler's Syllabus der Pflanzenfamilien*, MELCHIOR éd., Borntraeger, Berlin 2 : 625-629.
- MAYR, E., 1982. — Speciation and macroevolution. *Evolution* 36 : 1119-1132.

- NAGENDRAN, C. R., SUBRAMANYAM, K. & AREKAL, G. D., 1977. — Distribution of the Podostemaceae in India. *J. Mysore Univ.*, sect. B, 27 : 172-188.
- PINOT, J. P., 1968. — Océan indien. In : *Encyclopaedia universalis*, Encyclopaedia universalis France éd., Paris, 8 : 890-896.
- POWELL, C. & VEEVERS, J. J., 1987. — Namurian uplift in Australia and South American triggered the main Gondwana glaciation. *Nature* 326 : 177-179.
- RAMDAS, L. A., 1974. — Weather and climatic patterns. In : *Ecology and Biogeography in India*, MANI, S. éd., Junk, The Hague : 99-134.
- RAVEN, P. H. & AXELROD, D. I., 1974. — Angiosperms biogeography and post continental movements. *Ann. Miss. Bot. Gard.* 61 : 539-673.
- RETALLACK, G. J. & DILCHER, D. L., 1981. — Arguments for a glossopterid ancestry of Angiosperms. *Paleobiology* 7 : 54-67.
- RICHARDS, P. W., 1952. — *The tropical Rain-forest*. Cambridge Univ. Press, Cambridge, 450 p.
- RIDD, M. F., 1971. — South-east Asia as a part of Gondwanaland. *Nature* 234 : 531-533.
- RIVALS, P., 1952. — Etudes sur la végétation naturelle de l'Ile de la Réunion. *Trav. Lab. forest. Toulouse*, 5, 3<sup>e</sup> sect., I, article 2 : 1-213.
- VAN ROYEN, T., 1950. — Podostemaceae. In : *Flora of Panama*, WOODSON & SHEREY éd., *Ann. Miss. Bot. Gard.* 5 (2) : 37.
- RYBKINA, A. J., 1976. — Run off (in Africa). In : *World water-balance and water resources of the Earth*, Unesco, Paris : 272-302.
- SAMYLINA, V. A., 1960. — « Angiospermes du Crétacé inférieur dans le Bassin de Kolyma » (en langue russe) *Bot. Zhurn.* 45 : 335-352.
- SCHLEIDEN, M. J., 1844. — *Beiträge zur Botanik. I.* Engelmann, Leipzig, 242 p.
- SCHNELL, R., 1969. — Contribution à l'étude des Podostemacées de Guyane. *Adansonia*, sér. 2, 9 : 249-271.
- SCHNELL, R., 1970. — *Introduction à la Phytogéographie des pays tropicaux*. Gauthier-Villars, Paris, 2 vol.
- SCHNELL, R., 1987. — *La Flore et la Végétation de l'Amérique tropicale*. Masson, Paris, 2 vol.
- SCOTSE, C., 1986. — Sequence of events in the Gondwana break-up and its effects on the flora. In : *The greening of Gondwana*, WHITE éd., Red Book Co., French Forest (Australie), 164 p.
- SCULTHORPE, C. D., 1867. — *The biology of aquatic vascular plants*. Arnold, London, 610 p.
- SMITH, A. G. & BRIDEN, J. C., 1977. — *Mesozoic and Cenozoic palaeocontinental maps*. Cambridge Univ. Press, Cambridge, 63 p.
- SPORNE, K. R., 1949. — A new approach to the problem of the primitive flower. *New Phyt.* 48 : 259-276.
- VAN STEENIS, C. J. J. G., 1973. — Communication personnelle citée par ASTON, H. I., 1973 : 151.
- VAN STEENIS, C. J. J. G., 1981. — *Rheophytes of the World*. SIJTHOFF & NOORDHOFF éd., Alphen an der Rijn, 407 p.
- STEYERMARK, J. A., 1979. — Plant-refuges and dispersal centres in Venezuela : their relict and endemic element. In : *Tropical Botany*, LARSEN & HOLM-NIELSEN éd., Academic Press, London : 185-221.
- SUBRAMANYAM, K. & SREEMADHAVAN, C. P., 1969. — A conspectus of the families Podostemaceae and Tristichaceae. *Bull. Bot. Survey India* 11 : 161-168.
- WALKER, J. W., 1974. — Aperture evolution in the pollen of primitive angiosperms. *Amer. J. Bot.* 60 : 1112-1137.
- WATSON, L., WILLIAMS, W. T. & LANCE, G. N., 1967. — A mixed-data numerical approach to Angiosperm taxonomy : the classification of the Ericales. *Proc. Linn. Soc.* 178 : 25-35.
- WENT, F. A. C., 1928. — Die Verbreitung der Podostemonaceen in Ost-Asien. *Rec. Trav. Bot. Neerl.* 25 A : 475-482.

- WILLIS, J. C., 1902. — Studies in the morphology and ecology of the Podostemaceae of Ceylon and India. *Ann. Roy. Bot. Peradeniya* 1 : 267-465.
- WILLIS, J. C., 1914. — On the lack of adaptation in the Tristichaceae and Podostemaceae. *Proc. Roy. Soc. London*, B, 87 : 532-550.
- WILLIS, J. C., 1915. — The origin of the Tristichaceae and Podostemaceae. *Ann. Bot.* 29 : 299-306.
- WILLIS, J. C., 1926. — The evolution of the Tristichaceae and Podostemaceae. *Ann. Bot.* 40 : 349-367.
- VON WISSMANN, H., 1948. — Pflanzenklimatische Grenzen der warmen Tropen. *Erdkunde* 11 : 81-92.
- XINGXUE, L. & ZHAOQI, Y., 1982. — A review of recent researches on the cathaysian flora in Asia. *Amer. J. Bot.* 69 : 479-486.
- ZHAO, X. & COE, R. S., 1987. — Paleomagnetic constraints on the collision and rotation of the North and South China. *Nature* 327 : 141-144.

## Notes on *Cupaniopsis* (*Sapindaceae*).

### 1. New species from New Caledonia

F. ADEMA

**Summary** : Among material recently collected in New Caledonia chiefly by H. S. MACKEE and G. MCPHERSON four new species of *Cupaniopsis* have been recognised and are described.

**Résumé** : Dans le matériel récolté récemment en Nouvelle-Calédonie particulièrement par H. S. MACKEE et G. MCPHERSON, 4 espèces nouvelles de *Cupaniopsis* sont reconnues et décrites ici.

*Frits Adema, Rijksherbarium, P.O.-Box 9514, 2300 RA, Leiden, Nederland.*

#### 1. *Cupaniopsis grandiflora* Adema, *sp. nov.* — Fig. 1, a.

*Arbuscula 2-3 m alta, partibus juvenilibus glandulis scutatis obsitis. Folia 4-9-jugata, foliolis obscure vel grosse dentatis. Ramiflora. Flores ut in C. oedipoda autem majores. Discus glaber. Ovarium 3-loculare extus pauce pilosum, intus glabrum.*

TYPE : *McPherson 3805, Mont Do, 950 m, 6.6.1981 (holo-, MO!).*

Treelets 2-3 m high, very young parts with minute glandular scales and short patent hairs, "varnished". Twigs terete, 1.5-5 mm in diameter, smooth, with minute glandular scales and short patent hairs, soon glabrous. Leaves 3-9-jugate; petiole 4.5-16.5 cm, pulvinate  $\pm$  terete, short patent hairs, soon glabrous. Leaves 3-9-jugate; petiole 4.5-16.5 cm, pulvinate  $\pm$  terete, short patent hairs; rachis 6-28 cm,  $\pm$  terete or semiterete, glabrous or with short patent hairs at the attachment of the petiolules, rarely also with scattered scales. Leaflets opposite to alternate, upper ones 8.5-17  $\times$  1.5-5.5 cm (index 3.25-5.60), widest below, very rarely about the middle, lower ones 4.5-12  $\times$  1.5-4.5 cm (index 2.30-3.40), widest below the middle, coriaceous, glabrous above and below, rarely with few scattered scales, base oblique, cuneate to rounded, apex obtuse to rounded or acuminate, acumen (2-)5-12 mm, rounded, margin obscurely to grossly dentate in apical part, rarely entire, midrib slightly prominent above, prominent below, nerves (5-)7-12(-15) per side, several of the upper ones ending in a tooth, (3-)10-21 mm apart, at 50°-55° to midrib; petiolule (2-)7-10(-19) mm, pulvinate, grooved above, glabrous or with short patent hairs on and near the pulvinus, sometimes with scattered scales.

Ramiflorous; inflorescences 2-16 cm, unbranched or with short to long branches. Bracts lanceolate to deltoid, 0.4-0.7  $\times$  0.2-0.5 mm, outside with scales and short hairs, inside glabrous. Pedicels 8-10 mm, articulate at 1/2-3/4. Buds globular, 2.8-4.6  $\times$  2.8-4.2 mm. Male

flowers : Sepals 5, rarely 6, free, imbricate, broad ovate to orbicular, concave, outer 2 smaller, 1.0-3.2 × 1.4-2.2 mm, scarious rim rather wide, innermost 4.2-4.8 × 3.1-5.3 mm, scarious rim very wide, out- and inside glabrous, ciliolate with glands. Petals 5, ± orbicular, irregularly dentate, 4.0-6.7 × 4.0-6.5 mm, out- and inside glabrous, ciliolate at base, scales 2, often 2-lobed at apex, with or without crests, 2.4-4.2 mm, ciliate. Disc complete, glabrous. Stamens 8 (9), exerted, filaments 3.2-5.2 mm, patently hairy in middle part, anthers 1.2-1.6 mm, glabrous. Pistillode 3-celled, 0.5-2.4 × 0.5-1.1 mm, outside with some hairs in upper part. Female flowers : perianth not much different from that in male flowers. Smaller sepals 2.4-2.6 × 1.9-2.0 mm, innermost 5.4 × 4.1 mm. Petals 5.9-6.2 × 4.6-5.8 mm, scales 3.2-3.6 mm. Filaments of staminodes 2.2-2.4 mm, anthers 1.6-1.8 mm, with few hairs. Ovary 3-celled, outside with few hairs, inside glabrous, style 3.6 mm, stigma 1.8 mm, 3-lined. Fruits ellipsoid, 3-angular in cross-section, 26-32 × 16 mm, stipe 3-6 mm, pericarp 1.6-2.0 mm thick, exocarp glabrous, endocarp glabrous, septum complete. Young seeds almost totally covered by ariloid, cotyledons unequal, superposed.

FIELDNOTES :

a. Ecological notes : Undergrowth of wet forests and maquis, 400-1000 m. Fl. May (-July); fr. November.

b. Additional descriptive notes : Leaves shiny green, usually darker below. Inflorescence axes red or green. Pedicels, flowers and stamens white. Fruit green.

NOTES : Strongly resembling *C. oedipoda* in vegetative parts, especially the leaves. However, these are usually dentate in the present species. Furthermore the new species has larger flowers, and in the male flowers glabrous anthers.

SPECIMENS EXAMINED : *MacKee* 23736, Pouébo, Ouangati; *MacKee* 12583, Contrefort sud de la Table Unio; *Bernardi* 9592, Col d'Amieu; *MacKee* 12612, Col d'Amieu, Mé Ongué; *Guillaumin & Baumann-Bodenheim* 8683, 9024, Mé Améré; *McPherson* 2832, 3805 (type); *Musselman, Delzell & Rich* 5416, Mont Do.

2. *Cupaniopsis squamosa* Adema, *sp. nov.* — Fig. 1, b.

*Arbuscula vel frutex 1-2 mm alta, partibus juvenilibus densissime glandulis scutatis obsitis. Folia 1-2 (-3)-jugata, foliolis integerrimis. Inflorescentiae axillares. Capsula parva 10-13 × 6-9 mm, extus glandulis scutatis obsita apice interdum etiam breviter pilosa, intus tomentosa ad adpresse pilosa. Arilloidia semina obovoidea 2/3 ad fere tota obtegentia.*

TYPE : *McPherson* 6176, Massif de Tiébaghi, ca. 550 m, 21.12.1983 (holo-, MO!; iso-, L!).

Treelets or shrubs 1-2 m high, young parts very densely covered with minute glandular scales, very young parts often "varnished". Twigs terete, 1-2 mm in diameter, smooth to striate, with minute glandular scales. Leaves 1-2(-3)-jugate; petiole 0.5-2.5 cm, pulvinate, semiterete, smooth, sometimes striate, often grooved above at least towards the apex, with scales; rachis 0.5-2.5(-4.5) cm, semiterete, smooth, sometimes striate, grooved above, with